LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. N. F. Avd. 2. Bd 13. Nr 4.
KUNGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS HANDLINGAR. N. F. Bd 28. Nr 4.

ÜBER

PARTHENOGENESIS IN DER GRUPPE APHANES DER GATTUNG ALCHEMILLA

NEBST

EINIGEN IM ZUSAMMENHANG DAMIT STEHENDEN FRAGEN

VON

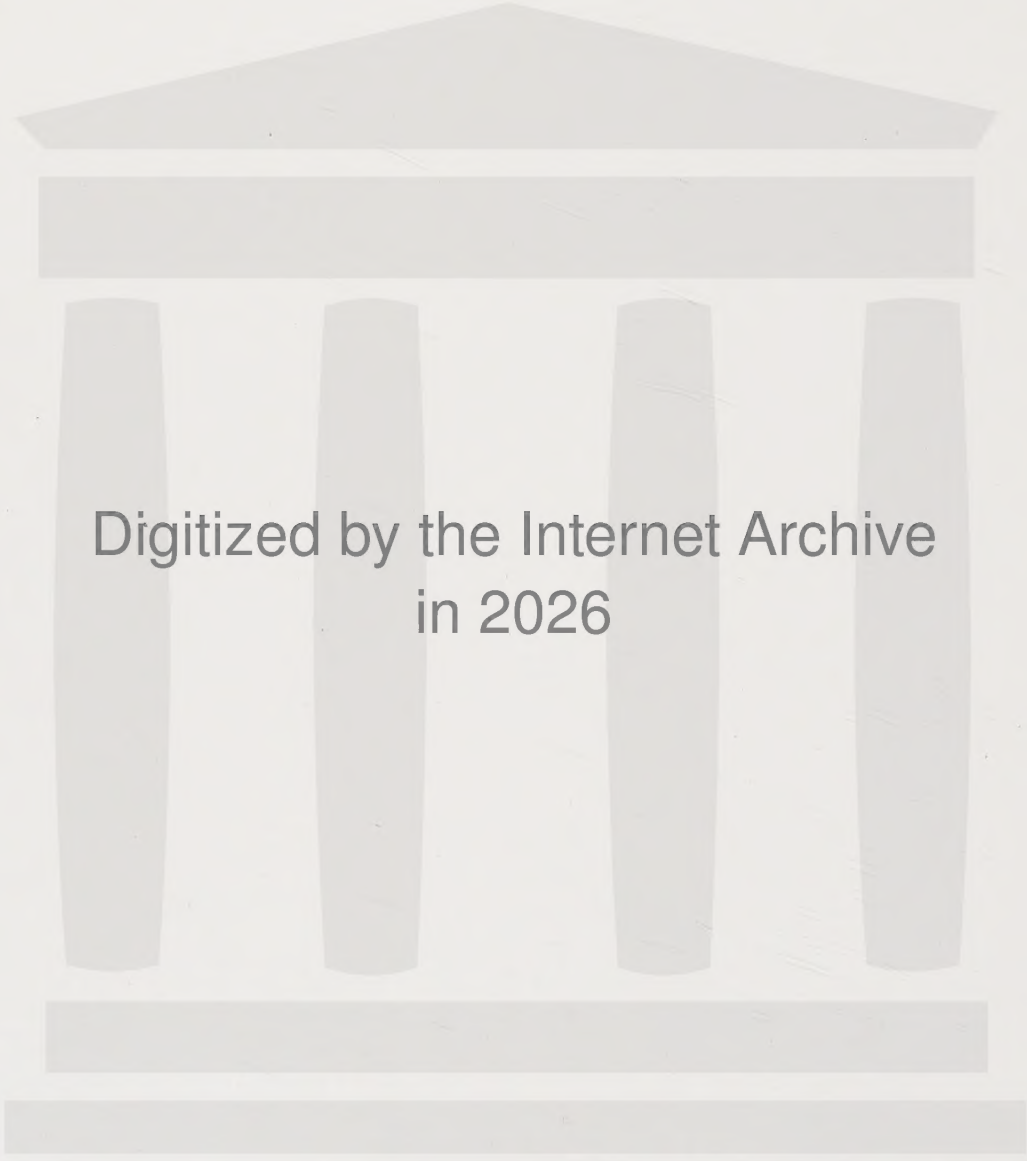
GEORG BÖÖS
LIC. PHIL., LD.

AKADEMISCHE ABHANDLUNG

WELCHE ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE MIT ERLAUBNIS DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN SEKTION DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT ZU LUND AM 19. MAI 1917 UM 10 UHR VORMITTAGS IM HÖRSAAL DES BOTANISCHEN INSTITUTS ÖFFENTLICH VERTEIDIGT WIRD

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ


Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553402_0043

LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. N. F. Avd. 2. Bd 13. Nr 4.
KUNGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS HANDLINGAR. N. F. Bd 28. Nr 4.

ÜBER

PARTHENOGENESIS IN DER GRUPPE APHANES DER GATTUNG ALCHEMILLA

NEBST

EINIGEN IM ZUSAMMENHANG DAMIT STEHENDEN FRAGEN

VON

GEORG BÖÖS

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

MIT 17 FIGUREN IM TEXTE

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 15. Februar 1917 vorgelegt.

LUND 1917
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

Vor einigen Jahren arbeitete Professor Sv. Murbeck mit einer morphologischen Untersuchung über die Gattung *Alchemilla* (Murbeck 1915). Er fand dabei auch, dass mehrere der Sektion *Aphanes* angehörige amerikanische Arten schlechten oder sogar untauglichen Pollen haben, aber doch eine reichliche Fruchtbildung darbieten. Infolge dessen glaubte er vermuten zu können, dass der Embryo sich ohne vorhergehende Befruchtung, und zwar auf dieselbe Weise wie bei den früher von ihm untersuchten Eualchemillen, entwickle. Auf seine Anregung habe ich deshalb zwei amerikanische, im botanischen Garten zu Lund kultivierte Repräsentanten der Sektion *Aphanes* einer cytologischen Untersuchung unterworfen, um zu erforschen, wie der Embryo entsteht.

Die eine Art ist *Alchemilla orbiculata* Ruiz et Pav., die lebend aus dem botanischen Garten in Bremen erhalten wurde, wo sie aus Samen von Mexiko aufgezogen war; die andere ist unter dem Namen *A. vulcanica* Cham. et Schl. von dem botanischen Garten zu Edinburgh gekommen. Da ich nicht Gelegenheit gehabt habe, die Bestimmung der letzteren Art mit Sicherheit zu verifizieren, dürfte es geeignet sein, durch folgende Angaben dieselbe zu charakterisieren. Sie stimmt zunächst mit *A. tripartita*, G. Mandon, Pl. Andium Boliviensium N:r 663 (p. p.), mit *A. sibbaldiæfolia* H. B. K., Pringle, Pl. Mexicanæ a. 1888 N:r 1598 (non N:r 4935) und mit *A. procumbens* Rose n. sp., Pringle Pl. Mexicanæ a. 1894 N:r 4936 et 1905 N:r 10046. Der Wuchs ist aufsteigend, die Blätter sind fussförmig geteilt, ungefähr so wie bei *Helleborus niger*, und die Blüten verhältnismässig gross. Ausserdem muss besonders hervorgehoben werden, dass der Aussenkelch auch inwendig behaart ist, was zugleich auch für die drei ebenerwähnten einander sehr nahe stehenden Formen bezeichnend ist.

Für die Bereitwilligkeit, womit Professor Murbeck mir Material und Litteratur zur Verfügung gestellt hat, sowie für alle Hülfe und alle wertvollen Ratschläge, die er mir bei meiner Arbeit gegeben hat, möchte ich ihm hier meinen herzlichen und ehrerbietigen Dank aussprechen.

Auch meinem Freunde Rektor G. Rådström, der mir stets die grösste Hülfe beim Anschaffen der notwendigen Litteratur geleistet, und der auch meine Arbeit in deutsche Sprache übersetzt hat, sage ich für diese wertvolle Unterstützung meinen besten Dank.

Methodik.

Als Fixiermittel ist meistens Flemming's Lösung gebraucht worden, die sehr guten Erfolg gegeben hat; doch werden Eier in älteren Stadien sehr hart. Nach Fixierung mit Sublimatalkohol sind aber Eier in solchen Stadien leichter zu schneiden gewesen. Nach Anwendung des ersteren Fixiermittels habe ich entweder mit Haidenhain's Hæmatoxylin oder mit Safranin-Gentianaviolett gefärbt und nach Anwendung des letzteren mit Fuchsin-Jodgrün.

Die Haare des Aussenkelchs, besonders wenn sie, wie bei *Alchemilla vulcanica*, auch an dessen Innenseite vorkommen, verursachen bei dem Herstellen der Mikrotomschnitte recht viel Mühe und Verdruss, indem die Schnitte zerfetzt werden und leicht von einander loslassen. Das Darstellen einer zusammenhängende Reihe ist somit hier in hohem Grade erschwert. Um diese Schwierigkeiten zu beseitigen hat es sich deshalb als vorteilhaft erwiesen, nach Fixierung und Alkoholbehandlung die Pistille herauszupräparieren und danach jedes einzelne für sich zu schneiden.

Das sporogene Gewebe und dessen Entwicklung.

Durch Murbeck's Arbeiten »Om vegetativ embryobildning hos flertalet Alchemillor» (1897) und »Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla» (1901) kennen wir, dass zahlreiche zu der Sektion *Eualchemilla* gehörende Arten den Embryo ohne vorhergehende Befruchtung ausbilden. Die letztere dieser Arbeiten, welche die cytologischen Beweise enthält, dass Parthenogenesis vorliegt, veranlasste Strasburger (1904), den Eualchemillen eine wiederholte gründliche Untersuchung zu unterwerfen. In der Hauptsache kam er indessen dabei zu ganz demselben Resultat wie Murbeck. In gewissen Punkten, z. B. betreffs des Ursprungs des Embryosacks, hat er jedoch eine abweichende Meinung ausgesprochen. Ich habe es mir deshalb angelegen sein lassen, besonders diese letztere Frage zu entscheiden, die von grosser prinzipieller Bedeutung ist. Demnach habe ich mich nicht nur darauf beschränkt, Parthenogenesis bei den beiden amerikanischen Arten, die meine Untersuchung umfasst, festzustellen, sondern ich habe auch den früheren Ent-

wicklungsstadien eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Freilich bieten die fraglichen Arten, die, wie schon erwähnt, zu der Sektion *Aphanes* gehören (Murbeck, 1915), ein recht ungünstiges Material. Während die Eualchemillen verhältnismässig grosse Blüten mit einem, höchstens zwei, Pistillen haben, gibt es bei den ebenerwähnten in ihren kleineren Blüten gewöhnlich 4—5, welche Zahl bei gewissen andinen Arten bis zu 10 steigen kann (1915, p. 15). Die Samenanlagen sind in entsprechendem Grade klein, weshalb es mit grossen Schwierigkeiten verbunden ist, über ihren Bau ins klare zu kommen. Zu rein cytologischen Studien laden sie deshalb auch nicht ein.

Wie bei den Eualchemillen ist das Archespor bei *A. orbiculata* und *A. vulcanica* mehrzellig. Wie viele Zellen hinzuzurechnen sind, ist auf den frühesten Stadien schwer festzustellen, da die Zellen weder durch ihre äussere Form, noch durch die Beschaffenheit des Inhalts und die Grösse des Kerns von den zunächst umliegenden subepidermalen Elementen abweichen (s. Fig. 1). Erst ihre spätere Entwicklung verrät ihre Natur als Archesporzellen oder Initialzellen, wie Murbeck

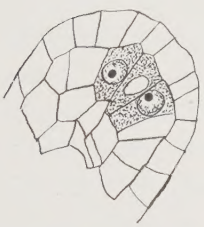


Fig. 1. *A. orbiculata.* Medianer Längsschnitt durch die Samenanlage. Die 3 mit Inhalt gezeichneten Zellen sind Archesporzellen. Vergrösserung 550.

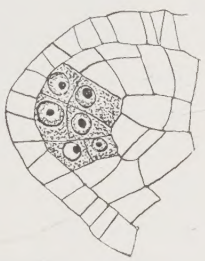


Fig. 2. *A. orbiculata.* Medianer Längsschnitt. Die 3 Archesporzellen haben eine Tapetenzelle abgegeben. Vergrösserung 550.

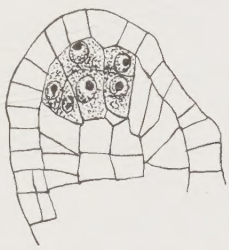


Fig. 3. *A. vulcanica.* Medianer Längsschnitt. Die axile Embryosackmutterzelle ist etwas grösser als die übrigen. Vergrösserung 550.

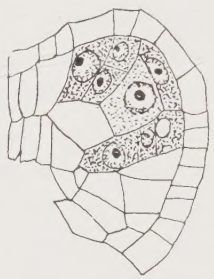


Fig. 4. *A. orbiculata.* Medianer Längsschnitt. Die axile Zelle wächst noch mehr zu. Vergrösserung 550.

sie lieber nennt. Infolge der kleineren Dimensionen der ganzen Samenanlage ist es natürlich, dass sie nicht so zahlreich sind wie bei den ebenerwähnten, bei welchen Murbeck 12—16 gefunden hat (1901, p. 9).

Die Archesporzellen entwickeln sich auf ganz dieselbe Weise, wie sie Murbeck (1901, p. 9 ff.) bei den Eualchemillen beschrieben hat. Über diesen Verlauf kann ich mich deshalb kurz fassen. Zunächst teilen sich die erwähnten Elemente durch perikline Wände, so dass eine aus niedrigen Zellen bestehende Tapetenschicht entsteht (s. Fig. 2, 3 und 4). Die Tapetenzellen teilen sich weiter sowohl durch perikline als antikline Wände (s. Fig. 4, 5 und 6), und die Epidermiselemente verhalten sich nachher auf dieselbe Weise, so dass ein ganzer Gewebekomplex oberhalb der sporogenen Zellen gebildet wird (s. Fig. 8). — Die durch die Teilung der Initialzellen entstandenen Embryosackmutterzellen, wenigstens die mehr central liegenden, teilen sich, die axile ausgenommen, in 2 primäre Tochterzellen (s. Fig. 5). Von den zahlreichen Präparaten, die ich von diesen Entwicklungsstadien habe, gibt es nur

zwei, in welchen die sich nicht teilende Embryosackmutterzelle eine andere als die axile gewesen ist, nämlich eine danebenliegende. In der Regel ist es also die axile, die keiner Teilung unterzogen ist. Von den zwei Tochterzellen kann entweder die obere (Fig. 6) oder die untere oder sogar beide sich weiter teilen, so dass sporogene Zellenreihen von 3—4 Zellen zu Stande kommen (s. Fig. 7, 8, 9 und 10).

Wie schon hervorgehoben worden ist, bestehen die Samenanlagen der von mir untersuchten Arten aus einem sehr kleinzelligen Gewebe. Es ist deshalb nicht möglich gewesen, die Anzahl der Chromosomen bei den ebengenannten Embryosackmutterzellen zu bestimmen. Die Schwierigkeiten werden dadurch noch mehr vergrössert, dass diese Zahl sehr gross erscheint. Ob die Teilung mit oder ohne Chromosomenreduktion vor sich geht, habe ich also nicht entscheiden können. Ich ziehe

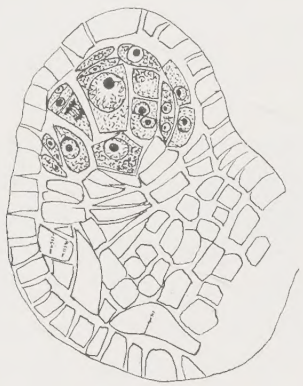


Fig. 5.

A. vulcanica. Medianer Längsschnitt. Die Embryosackmutterzelle links von der axilen befindet sich in Teilung. Von zwei Schnitten kombiniert. Vergrösserung 550.

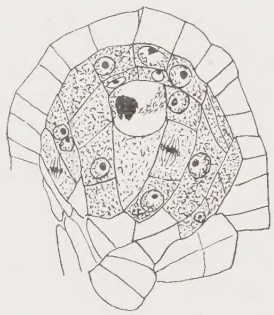


Fig. 6.

A. vulcanica. Medianer Längsschnitt. Die obere primäre Tochterzelle rechts von der axilen befindet sich in Teilung. Vergrösserung 550.

aber den Schluss, dass dies nicht der Fall ist, teils und zwar vor allem daraus, dass ich nie die fraglichen Zellen in die für die Reduktionsteilung bezeichnenden Vorstadien eintreten gefunden habe, teils aber auch daraus, dass nach Murbeck (1901, p. 21) und Strasburger (1904, p. 105) keine Reduktion in den entsprechenden Zellen der parthenogenetischen Eualchemillen stattfindet. *A. orbiculata* und *vulcanica* stimmen aber, wie wir aus dem Folgenden ersehen werden, in so vielen andern Beziehungen mit den letzteren überein, dass man mit grösster Sicherheit annehmen kann, dass sie ihnen auch in der hier abgehandelten Beziehung gleichen.

Da die Embryosackmutterzellen sich also auf dieselbe Weise teilen wie rein vegetative Zellen, meint Strasburger (1904, p. 107) hier mit einer rein vegetativen Vermehrung der Zellen der Mutterpflanze zu tun zu haben. Er sagt: »Murbeck will des weiteren den Teilungsvorgang dieser Zellen als Tetradenbildung, die Produkte der Teilung als Makrosporen aufgefasst sehen, was wiederum schlecht zu deren vegetativer Entstehung passt. Bei der Tetradenbildung handelt es sich um

einen generativen Vorgang, während dieser hier sich als vegetativer zu erkennen giebt; die Tetradenbildung leitet eine neue Generation ein, während hier eine vegetative Vermehrung von Zellen des mütterlichen Organismus vorliegt». Dass diese Teilungen mit der Tetradenteilung der Pollenmutterzellen homolog sind, hat, wie aus dem Obenerwähnten erscheint, schon Murbeck (1901, p. 18) hervorgehoben. Es ergibt sich dies auch bei einer vergleichenden Auseinandersetzung mit der grössten Deutlichkeit. In einer Anthere teilt sich die hypodermale Zellschicht in dem zu Pollensäcken auswachsenden Gewebe durch tangentiale Wände in zwei Schichten, eine innere und eine äussere, von welchen die erstere das Archespor ist und die letztere den Ursprung der 2—4 Zwischenschichten bildet, deren innerste Zellen zum Tapetum entwickelt werden. Die Archesporzellen sind gewöhnlich direkter Tetradenteilung unterzogen, wobei die Chromosomen auf die halbe Anzahl reduziert werden. In der jungen Samenanlage der Alchemillen liegt unter der Epidermis eine Schicht von Zellen, deren Elemente wir früher Archesporzellen oder Initialzellen genannt haben. Diese teilen sich durch tangentiale Wände, wie die hypodermale Zellenlage der Staubbeutel, in zwei Schichten, eine innere und eine äussere. Die äussere teilt sich weiter und entspricht den Mittelschichten der Staubbeutel nebst dem Tapetum. Die Zellen der inneren Schicht teilen sich, die axile ausgenommen, in vier neue, von welchen, wie ich später zeigen werde, jede zum Embryosack ausgebildet werden kann. Diese Embryosackmutterzellen entsprechen also den Pollenmutterzellen, ihre Teilung der Tetradenteilung derselben, und die entstandenen Produkte können mit gutem Fug Makrosporen genannt werden. Strasburger giebt auch zu, obgleich in einem andern Zusammenhang, dass zwischen der axilen und den neben derselben liegenden Embryosackmutterzellen keine prinzipielle Verschiedenheit existiert. Der einzige Unterschied zwischen den Pollen- und den Embryosackmutterzellen liegt darin, dass die letzteren sich ohne Reduktion der Chromosomen teilen. Das Ausbleiben der Chromosomreduktion ist doch nicht von der Bedeutung, die Strasburger demselben beilegt, was sich daraus ergibt, dass unter gewissen Umständen bei den Eualchemillen eine oder sogar einige dieser Zellen die Vorstadien heterotypischer Teilung durchgehen können. Wären es rein vegetative Zellen, würde dies unbegreiflich sein. Strasburger's Standpunkt ist demzufolge unhaltbar.

Wir kehren aber zu dem sporogenen Gewebe zurück, um zu untersuchen, wie sich die axile Embryosackmutterzelle verhält. Anfänglich ist sie den zunächst liegenden Zellen gleich und unterscheidet sich weder durch die Beschaffenheit des Cytoplasmas noch des Kerns von diesen (s. Fig. 2). Aber je nachdem die daneben befindlichen Zellen sich zu teilen anfangen und der ganze Nucellus in Umfang zunimmt, dehnt sich die axile ungeteilt bleibende Zelle in entsprechendem Masse sowohl in die Länge als in die Breite aus. Der Kern wird gross, und sowohl dieser als die Zelle überhaupt erscheint ärmer an Inhalt als die übrigen (s. Fig. 4 und 5). Immer mehr nimmt sie an Grösse zu, der Nucleolus des Kerns legt sich excentrisch, und die Chromatinsubstanz zieht sich um denselben zusammen, so dass diese wie eine unregelmässig gebildete Masse mit langen

fadenähnlichen Auswüchsen erscheint. Die Zelle ist in Synapsis eingetreten (s. Fig. 6). Murbeck (1901, p. 13 f.) hat dieses Stadium ausführlich beschrieben (l. c., Taf. I och II, Fig. 12—24). Aus seinen Bildern geht ausserdem hervor, dass, wie oben erwähnt worden ist, nebst der axilen Zelle zuweilen auch eine der angrenzenden Embryosackmutterzellen einen Ansatz zu Reduktionsteilung aufweisen kann, indem sie in Synapsisstadium übergeht. Strasburger (l. c., p. 109 und Taf. II, Fig. 28) hat bis zu vier Archesporzellen auf einmal in Synapsis gesehen. Bei den zwei amerikanischen Arten, die meine Untersuchung umfasst hat, habe ich nur an einem Präparat zwei Zellen in ebenerwähntem Stadium gesehen, obgleich ich viele Schnittserien von geeignetem Alter geprüft habe. Dies trifft also nur ausnahmsweise bei ihnen zu, und auch bei den Eualchemillen ist es keineswegs gewöhnlich. Aber auch unzweifelhafte Deckzellen hat Murbeck (l. c., Taf. II, Fig. 20, 21 und 23) in solch einem synapsisähnlichen Zustand gesehen, und infolgedessen hält er es für zweifelhaft, dass die grosse axile Zelle sich wirklich in einem Vorstadium heterotypischer Teilung befinde, sondern bezeichnet diese Struktureigentümlichkeiten als Todeserscheinungen. Dass es sich hier in der Tat um eine Vorbereitung zu Reduktionsteilung handelt, scheint mir indessen ganz sicher. Denn man darf wohl annehmen, dass die axile Zelle einmal während der phylogenetischen Entwicklung, ehe noch parthenogenetische Embryobildung entstanden war, wirklich eine Reduktionsteilung durchgemacht hat, wie die entsprechende Zelle bei andern Rosaceen noch tut, und dass sie sich noch immer dazu vorbereitet, obgleich sie aus irgend einem Grunde über dieses Stadium nicht hinauskommen kann sondern lange da stehen bleibt, um schliesslich zu degenerieren und hinzusterben. Ein solches Schicksal steht auch nicht als eine ganz isolierte Erscheinung da, denn Täckholm (1914, p. 224) hat gefunden, dass bei *Lopezia* oft ein mehrzelliges Archesporium vorkommt und dass sämtliche Embryosackmutterzellen einen Ansatz zu Reduktionsteilung zeigen. »Ihre Kerne befinden sich demnach sehr häufig in der typischen Synapsis. Über dieses Stadium hinaus scheinen indessen die überzähligen Embryosackmuttercellen nicht die Entwicklung fortzusetzen». Ebenso dürften bei den Alchemillen eine oder mehrere Embryosackmutterzellen einen Ansatz zu Reduktionsteilung aufweisen können, obgleich keine von ihnen dieselbe durchführen kann.

Was aber die Deckzellen betrifft, ist es kaum glaublich, dass sie sich zu heterotypischer Teilung vorbereiten, sondern wir haben wohl zunächst mit einem Vorgang derselben Art zu tun, wie ihn Lagerberg (1909, p. 53 und 72) bei *Adoxa* und *Sambucus* beschrieben hat. Bei der ersteren dieser Pflanzen finden sich an der Basis der zusammengewachsenen Griffeln dicht unter der Epidermis 4 oder 5 Gewebepartien — »das specifisch leitende Gewebe» — deren Zellen sehr gross sind. Die Kerne dieser Zellen treten häufig in Synapsis ein, aber durchführen keine Teilung, sondern werden desorganisiert. Lagerberg will hierin ein Gegenstück zu gewissen Erscheinungen in krankhaften Neubildungen bei Menschen und Tieren sehen. In dergleichen Neubildungen kommen nämlich oft Kernteilungsfiguren vor, die den heterotypischen Teilungsstadien sehr ähnlich sind. Die Deckzellen der Al-

chemillen sind aber auch Desorganisation und Auflösung unterworfen, was für eine solche Deutung dieser eigentümlichen Strukturverhältnisse zu sprechen scheint.

Von der axilen Embryosackmutterzelle sagt Murbeck (1901, p. 15), dass, wie dem auch sei, ob sie sich auf Reduktionsteilung vorbereitet oder nicht, es jedenfalls gewiss ist, dass sie sich niemals weder teilt noch den Ursprung zum Embryosack gibt, sondern stirbt und von den umgebenden Zellen verdrängt wird. Strasburger (1904, p. 107 f.) hingegen vermutete schon infolge der von Murbeck gegebenen Figuren, dass gerade diese Zelle sich heterotypisch teile und dass die Teilung, wie so oft in Embryosackmutterzellen, nur verspätet werde. Übrigens war es diese Ansicht, die ihn dazu veranlasste, die Alchemillen einer neuen Untersuchung zu unterwerfen. Doch, seine Vermutung bestätigte sich nicht. Stattdessen glaubte er zu finden, dass die axile Zelle sich teile, aber nicht generativ sondern vegetativ. »Die Durchführung der beabsichtigten generativen Teilung stösst bei ihnen aber augenscheinlich auf Hindernisse, so dass die Dauer der Synapsis sich über die Massen ausdehnt. Immer und immer wieder bekommt man dasselbe Bild zu sehen, ungeachtet die Entwicklung des Nucellus im ganzen fortschreitet. Schliesslich teilen sich diese harrenden Zellen aber doch und zwar dann so rasch, dass es die grösste Mühe kostet, Teilungsbilder in ihnen zu fixieren. Ich habe ganz unglaubliche Mengen von Schnittserien durchstudieren müssen, bevor ich zu einem abschliessenden Ergebnis der Untersuchung kam». Die von Strasburger beobachtete Teilung sollte ohne Chromosomenreduktion vor sich gehen und also wie in vegetativen Zellen typisch sein.

Wegen der einander widersprechenden Angaben Murbeck's und Strasburger's habe ich es selbstverständlich von grösster Bedeutung gefunden, der vorliegenden Frage eine eingehende Aufmerksamkeit zu widmen. Die Anzahl der Samenanlagen in geeigneten Entwicklungsstadien, die ich untersucht habe, ist deshalb sehr gross. Niemals habe ich dabei eine Teilung in der axilen Embryosackmutterzelle beobachten können. Stattdessen habe ich gesehen, wie sie stark in die Länge gezogen und von den Seiten zusammengedrückt wird, so dass sie schmal wird und am Grunde in eine lange Spitze endet (s. Fig. 7). Sie macht den Eindruck noch ärmer an Inhalt zu sein. Besonders hat die Körnigkeit abgenommen und das Cytoplasma scheint beinahe homogen. Der Kern ist zusammengeschrumpft und der Nucleolus ist im Verschwinden begriffen (Vgl. Fig. 6). Die 4 Zellen, die in Fig. 7 in einer Reihe über einander links von den axilen liegen, stammen aus einer angrenzenden Embryosackmutterzelle her. Von ihnen ist die oberste grösser als die übrigen und ist deutlich im Begriffe, zum Embryosack heranzuwachsen. In einem folgenden Schnitt sieht man eine andere Embryosackanlage, die auch die Entwicklung fortsetzt und sich wahrscheinlich zum Embryosack entwickelt haben würde. Diese letzteren Embryosackanlage stammt indessen aus einer anderen Embryosackmutterzelle. Bemerkenswert ist, dass in der genannten Zellenreihe der Fig. 7 die oberste Zelle am weitesten in Entwicklung gekommen ist. Wenn die jungen Anlagen zu Embryosäcken herauswachsen, werden sie beträchtlich, teilweise auf Kosten der Umgebung, vergrössert, und infolge des Gedränges treten

Verschiebungen der Zellen ein, so dass es am öftesten schwer zu entscheiden ist, welche aus einer und derselben Mutterzelle stammen. Dass auf jeden Fall die axile Zelle wirklich desorganisiert wird und zu Grunde geht, erhellt ganz besonders deutlich aus Fig. 8. Sowohl an dem oberen als an dem unteren Ende der betreffenden Zelle ist der Inhalt schon verschleimt, auch ist die Zelle unten von den Seiten stark zusammengedrückt. Es ist ja undenkbar, dass eine solche lebensfähig sein sollte, sich teilen und den Ursprung zum Embryosack geben könnte. Auch in dem betreffenden Schnitt liegt unmittelbar neben der axilen Zelle eine seitlich gestellte Reihe von 4 Zellen, von welchen die oberste verschleimt zu werden begonnen hat, während die drei andern mit einem stark körnigen Inhalt gefüllt und

Fig. 7.

A. vulcanica. Medianer Längsschnitt. Erklärung im Text. Vergrösserung 550.

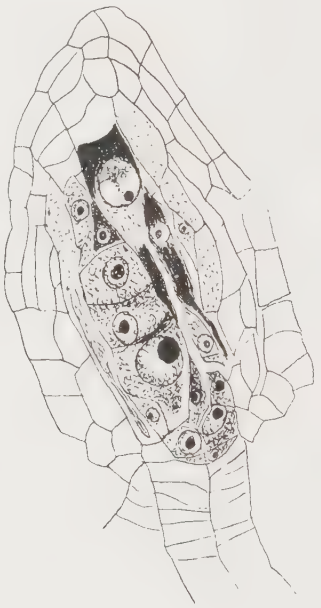


Fig. 8.

A. orbiculata. Medianer Längsschnitt. Erklärung im Text. Vergrösserung 550.

mit grossen Kernen mit einem kräftigen Nucleolus versehen sind. Diese drei Zellen sind augenscheinlich imstande die Entwicklung fortzusetzen; die unterste ist ein wenig weiter als die andern gekommen. Fig. 9 a und b stellt zwei auf einander folgende Schnitte dar. In a weist die axile Zelle dasselbe Bild der Degeneration auf, das man stets auf entsprechendem Punkt der Entwicklung antrifft, und in b erscheinen die vier Tochterzellen, die aus einer angrenzenden Embryosackmutterzelle stammen. Von den zwei untersten erscheint die eine etwas über die andre verschoben, so dass die Wand zwischen ihnen nicht deutlich hervortritt. Auch diese Zellen sind gross und lebenskräftig. Ebenso verhält es sich in Fig. 10. Die axile Zelle ist hier nur ihrem definitiven Untergang näher, was sich daraus ergibt, dass der ganze Inhalt verschleimt ist. Der untere Teil ist von 2 sich ebenfalls in Auflösung befindenden Elementen des sporogenen Gewebes bedeckt, mit seinen zwei

Kernen von einer gemeinsamen Schleimmasse umgeben. Von den Zellen der linken Seitenreihe ist die nächstoberste am kräftigsten entwickelt.

Dass die axile Zelle ausgesogen wird und verschwindet, dürfte deutlich genug aus den schon mitgeteilten Bildern hervorgehen, und dass dies wirklich der Fall ist, zeigen deutlich mehrere andere von meinen Präparaten. Dasselbe wird übrigens auch durch Strasburger's Figuren bewiesen, z. B. Fig. 26, Taf. II, wo eine »zu der mittleren Reihe gehörende Zelle zusammengedrückt ist.» Diese muss aber infolge ihrer Lage und Form gerade die axile sein, die ausserdem im ganzen niederen Teil verschleimt ist. Auch unter den Figuren Murreck's kann dasselbe Sachverhältnis festgestellt werden, so z. B. an Fig. 24, Taf. II. Die axile Zelle ist hier in

Fig. 9 a. Fig. 9 b.

A. orbiculata. Zwei auf einander folgende mediane Längsschnitte. Erklärung im Text. Vergrösserung 550.

einem Stadium des Erschöpfens begriffen, und auf jeder Seite ist sie von grossen herauswachsenden Embryosackanlagen umgeben.

Es erreist sich nun die Frage, ob nicht diese sporogenen Zellenreihen, deren Elemente mit körnigem Cytoplasma vollgepfropft, und mit sehr grossem Kerne versehen sind, und die wir hier oben als Embryosackanlagen bezeichneten, aus Embryosackmutterzellen stammen, die wie die axile sich in Synapsis befunden haben. Bei den Eualchemillen könnte ja dies denkbar sein, da bei ihnen — obgleich nur ausnahmsweise — nicht nur die axile sondern auch mehrere angrenzende Mutterzellen in Synapsis eintreten können; aber bei *A. orbiculata* und *vulcanica* ist dies dagegen, wie ich schon früher hervorgehoben habe, so äusserst selten, dass ich es nur ein einziges Mal gesehen habe, während solche Bilder wie die von mir gelieferten (s. Fig.

7, 8, 9 und 10) in den meisten Schnittserien von geeigneten Entwicklungsstadien wiedergefunden werden. Eine ähnliche Eventualität kann also bei diesen letztgenannten Arten als ausgeschlossen betrachtet werden, und sicherlich verhält es sich auch so bei den Eualchemillen.

Wie soll man denn Strasburger's Fig. 22 a seiner Taf. II erklären, wo eine nach Ansicht des Autors axile, eine vegetative Kernspindel enthaltende Zelle dargestellt ist? Hierzu möchte ich erstens bemerken, dass es doch gar nicht gewiss ist, dass die betreffende Zelle wirklich die axile ist. Die Form ist nämlich nicht recht die typische. Zweitens ist es auch denkbar, dass die Kernspindel gar nicht zu der genannten Zelle sondern zu einer oben oder unten liegenden gehöre. Auch ich habe gleichfalls ein Präparat gesehen, in welchem beim ersten Anblick die axile Zelle eine Kernspindel zu enthalten schien, aber bei näherer Untersuchung stellte es sich heraus, dass diese zu einer unten liegenden Zelle gehörte. Aus der Fig. 23 a Strasburger's sollte hervorgehen, dass die erste Teilung der umstrittenen Zelle schon durchgeführt ist und dass die obere Tochterzelle sich gerade aufs Neue teilt. Hinter der letzteren blickt indessen eine lange, schmale Zelle hervor, deren Kern sich deutlich in Synapsis befindet. Wahrscheinlich ist dies die axile, und die zwei andern stammen mutmasslich aus einer nebengestellten Zelle. Ebenso kann stark bezweifelt werden, dass die mittlere Zellenreihe in Strasburger's Fig. 30 a seiner Taf. III ein Descendent der axilen Zelle ist. Möglicherweise ist dieselbe hier vielmehr schon aufgelöst.

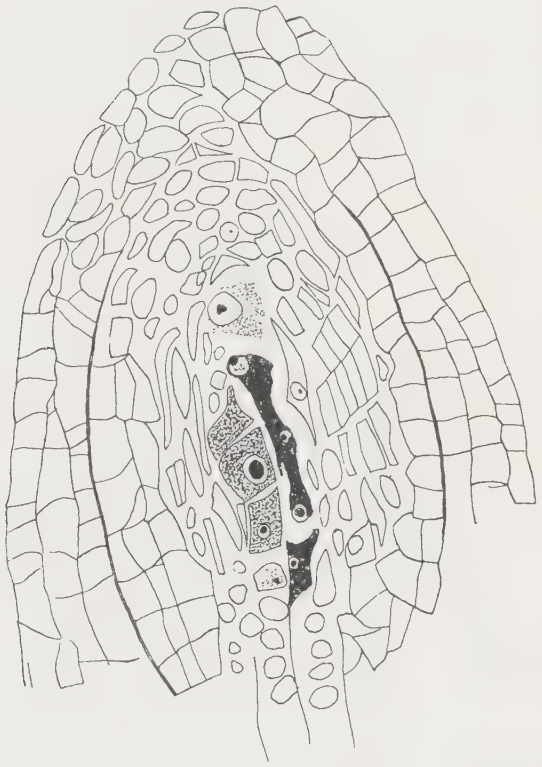


Fig. 10.

A. orbiculata. Medianer Längsschnitt. Erklärung im Text. Vergrösserung 550.

Es steht also fest, dass, wie Murbeck (1901, p. 15) es hervorgehoben hat, »die grosse axil gelegene Embryosackmutterzelle sich niemals teilt oder zum Embryosack entwickelt sondern abstirbt and verdrängt wird». Hierin liegt denn auch die Erklärung dazu, dass Strasburger in seinen Präparaten »immer und immer wieder dasselbe synaptische Bild zu sehen bekommt, ungeachtet die Entwicklung des Nucellus im ganzen fortschreitet.» Es ist auch nicht zu verwundern geeignet, wenn Strasburger zu der Annahme greifen muss, dass die Teilung, wenn sie endlich

eintrifft, so schnell vor sich geht, dass es ihm die grösste Mühe gekostet hat, »Teilungsbilder in ihnen zu fixieren».

Strasburger will in der Entwicklung der Embryosackmutterzelle bei den Eualchemillen eine nahe Übereinstimmung mit dem Verhalten der entsprechenden Zelle bei der gleichfalls parthenogenetischen *Antennaria alpina* sehen. Wie bekannt, tritt auch diese in Synapsis ein (Juel, 1900). Sie bereitet sich also zur Reduktionsteilung vor, durchführt sie aber nicht, sondern geht direkt zum Embryosack über. Für Strasburger ist das Ausbleiben der Vierteilung von untergeordneter Bedeutung. Die Ähnlichkeit mit den Alchemillen liegt für ihn darin, dass es eine Embryosackmutterzelle ist, die einen Ansatz zur Reduktionsteilung zeigt aber auf dem eingeschlagenen Wege nicht fortsetzen kann sondern direkt zu einem Embryosack wird, mit der für vegetative Zellen bezeichnenden Anzahl Chromosomen. Einer solchen Parallelisierung des Entwicklungsgangs der beiden Gattungen gegenüber ist hervorzuheben, dass bei *Antennaria alpina,* wo das Archespor einzellig ist, es doch keine Wahl gibt; aus der einzigen Archesporzelle muss der Embryosack hervorgehen. Die parthenogenetischen Alchemillen haben dagegen mehrere Archesporzellen, zwischen welchen, wie es auch Strasburger zugiebt, keine prinzipielle Verschiedenheit existiert. Da die Zelle, von welcher der Embryosack stammen sollte, infolge abnormer Verhältnisse auf Hindernisse in ihrer Entwicklung stösst, liegt es ja nahe, dass ihre Funktionen von einer andern gleichwertigen Zelle übernommen werden.

Der Embryosack und die Entwicklung des Embryos.

In den seitlichen sporogenen Zellenreihen können, wie oben erwähnt worden ist (vgl. auch Fig. 7, 8, 9 und 10), bei *A. orbiculata* und *vulcanica* eine oder mehrere Zellen ihre Entwicklung zu Embryosäcken fortsetzen, denn mehrere Embryosäcke kommen oft in einer und derselben Samenanlage vor. Dass irgend eine besondere Tochterzelle dabei bevorzugt werden sollte, habe ich ebenso wenig wie Murbeck finden können. Strasburger (l. c., p. 111) giebt an, dass gewöhnlich die unterste oder die nächstunterste, nur ausnahmsweise eine andere, zu voller Entwicklung kommt. Übrigens treffen zu dieser Zeit nach sowohl Murbeck's als auch Strasburger's eigener Aussage lebhafte Verschiebungen zwischen den Zellen des sporogenen Gewebes ein. Ich kann in diese Angaben völlig einstimmen. Aber nichtsdestoweniger meint Strasburger mit Bestimmtheit von einer Zelle, die in der centralen Reihe liegt und sich zum Embryosack entwickelt, behaupten zu können, dass sie aus einer Archesporzelle stammt, die sich in Synapsis befunden hat. Infolge ebengenannter Verschiebungen kann indessen eine ursprünglich seitliche Zelle eine centrale Lage erreichen, und ausserdem ist es auch möglich, dass die axile Zelle niemals in Synapsisstadium eingetreten ist. Ich habe nämlich ein Präparat gesehen, wo die axile Zelle sich nicht in Synapsis befand und wo stattdessen eine angrenzende diese Struktur aufwies. Strasburger's obenerwähnte Behauptung ist somit nicht immer zutreffend.

Wenn die erste Kernteilung im Embryosack eingetroffen ist, hat dieser eine langgestreckte Form und ist an beiden Enden abgerundet. Kommen mehrere Embryosäcke vor, werden die Bilder äusserst schwer zu deuten. Welche Kerne zu einem oder dem andern gehören, ist oft unmöglich zu entscheiden. In einem völlig entwickelten Embryosack findet man indessen typisch, wie bei den meisten Angiospermen, 8 Kerne, 3 in dem oberen Teil, 2 in dem mittleren und 3 in dem untern. Die drei Kerne am oberen und am untern Ende umgeben sich auf gewöhnliche Weise mit Cytoplasmamassen und vertreten respektive den Eiapparat und die Antipoden. Die zwei mittleren sind die Polkerne. Zwischen den drei Kernen in dem apikalen Teil des Embryosacks bleibt die gewöhnliche scharfe Differenzierung aus. Ähnliches hat auch Malte (1910, p. 19) bei *Mercurialis annua* L. beobachtet. In unserer Fig. 11 gleicht die mittlere dieser Zellen meist einer gewöhnlichen Eizelle und in Fig. 12 ist die Eizelle bei der rechten Seite des Embryosacks gelegen. Eine Vakuolbildung habe ich weder in dieser noch in den Synergiden entdecken können.

Die Polkerne sind gewöhnlich 2, aber bisweilen liegen auch 3—5 Polkerne in der Mitte des Embryosacks (s. Fig. 13). Es sind dann ein oder zwei Antipoden zusammen mit dem untern Polkerne heraufgewandert und danach auf dieselbe Weise wie dieser ausgebildet. Nach Murbeck (1902) kann solch eine Wanderung und Umbildung von Antipoden auch bei den parthenogenetischen Eualchemillen vorkommen. Ob die beiden Polkerne sich zuletzt zu einem Centralkern vereinigen, habe ich nicht mit Sicherheit entscheiden können; jedenfalls habe ich keinen unzweifelhaften Centralkern gesehen. Bei den meisten Eualchemillen schmelzen die Polkerne mit einander zusammen; bei *Alchemilla alpina* scheint jedoch die Vereinigung zwischen ihnen ausbleiben zu können. Dies ist auch nach Juel (1900) stets bei der parthenogenetischen *Antennaria*-Art der Fall. Bei *Alchemilla orbiculata* und *vulcanica* legen sie sich dicht neben einander und erscheinen häufig gegen einander gedrückt, auch nachdem die Eizelle sich mehrmals geteilt und also einen vielzelligen Embryo hervorgebracht hat. In andern Fällen dagegen trifft man schon ein aus vielen Kernen bestehendes Endosperm an, wenn die Eizelle sich zum ersten Mal geteilt hat (s. Fig. 13). Wie bei den parthenogenetischen Eualchemillen herrscht also ein verhältnismässig loser Zusammanhang zwischen Embryobildung und Endospermbildung.

Wie schon früher angedeutet worden ist, kommen hinsichtlich der Anzahl der Antipoden oft Unregelmässigkeiten vor. Sie teilen sich nämlich öfters so, dass die Anzahl bis auf 7 heransteigen kann, die höchste Zahl, die ich konstatiert habe (s. Fig. 13 und 14). Die Antipoden kennzeichnen sich auch durch eine gewisse Persistenz, auch wenn keine Teilungen eintreffen, und sind deshalb lange Zeit in der untern Hälfte des Embryosacks sichtbar. Dass die überzähligen Antipodzellen Elemente von dem sporogenen Gewebe sein könnten, wie bei *Aster novæ-angliæ* (Palm, 1914, p. 9 ff.), ist hier ganz ausgeschlossen. Die den Antipoden zugehörigen Cytoplasmamassen nehmen beträchtlich in Umfang zu und werden stark körnig (s. Fig. 14), was offenbar im Zusammenhang mit dem Nahrungstransport zum Em-

bryo steht; zum Schluss werden sie indessen desorganisiert. Eine derartige Aktivität haben sowohl Murbeck (1901, p. 38) als Strasburger (1904, p. 126) bei der zur Sektion *Aphanes* gehörenden *A. arvensis* wahrgenommen, und dieselbe ist übrigens bei einigen andern Angiospermen bekannt. Coulter und Chamberlain (1903, p. 97 ff.) geben eine Übersicht über Arten mit einer solchen Tätigkeit in dem untern Teil des Embryosacks und betonen, dass sie ein wichtiger Charakter

Fig. 11. *A. orbiculata.* Embryosack. Erklärung im Text. Von mehreren Schnitten kombiniert. Vergrösserung 550

Fig. 12. *A. orbiculata.* Oberer Teil des Embryosacks mit 2 Synergiden und der Oosphære. Vergrösserung 550.

Fig. 13. *A. orbiculata.* Embryosack mit 2-zelligem Embryo und 4 Antipoden. Die 2 Synergiden erscheinen zuoberst. Von mehreren Schnitten kombiniert. Nur einige Endospermkerne gezeichnet. Vergrösserung 350.

Fig. 14. *A. orbiculata.* Der mittlere und untere Teil eines Embryosacks. 3 Polkerne und 7 Antipoden. Von 2 auf einander folgenden Schnitten kombiniert. Vergrösserung 550.

für Gattungen und ganze Familien sein kann. Durch einen solchen wird z. B. die Familie *Ranunculaceæ* gekennzeichnet. Nun muss aber nach Murbeck (1915) die Sektion *Lachemilla,* wozu unter anderen amerikanischen Arten auch *A. orbiculata* und *vulcanica* früher gezählt worden sind, eingezogen und infolge Übereinstimmungen des Blütenbaus mit der Sektion *Aphanes* zusammengeschlagen werden. Da alle bis jetzt näher untersuchten Arten dieser Sektion durch die kräftige Entwicklung der Antipoden gekennzeichnet sind, kann man erwarten, dass dies für die

Gruppe *Aphanes* überhaupt gelten muss. Darin sollte dann für die Richtigkeit der von Murbeck vorgenommenen Vereinigung der erwähnten Sektionen eine neue Bestätigung liegen.

Wie bei den Eualchemillen wächst das Integument über den Nucellus zusammen, ohne einen Mikropylekanal offen zu lassen. Die eine Zelle des Eiapparats, die Eizelle, teilt sich und enwickelt sich zum Embryo, was aus Fig. 12 und 13 hervorgeht. Ist nun die Eizelle zuvor befruchtet worden, oder ist die Entwicklung eine parthenogenetische? Für eine parthenogenetische Embryobildung spricht der Umstand, dass ich niemals Pollenkörner auf der Narbe des Pistills gesehen habe. Ein paarmal habe ich freilich in Präparaten von *A. orbiculata* ein einzelnes Pollenkorn dicht neben der Narbe gefunden, es war aber nicht daran recht befestigt worden, noch weniger war es gekeimt oder hatte auch nur einen Ansatz dazu gemacht, weshalb dessen Dasein ganz auf das Konto der Zufälligkeiten geschrieben werden muss. Auch in dem Griffel habe ich niemals Spuren von Pollenschläuchen wahrgenommen. Trotzdem tritt in so gut wie allen Samenanlagen Embryobildung ein. Schon aus den angeführten Gründen kann man also mit grösster Wahrscheinlichkeit darauf schliessen, dass sich die Eizelle ohne Befruchtung, also parthenogenetisch entwickelt. Volle Gewissheit davon bekam ich indessen, als ich bei *A. orbiculata* zwei- bis mehrzellige Embryonen in derartigen Blütenknospen fand, die fixiert worden waren, ehe sie sich noch geöffnet hatten, und wohin also Pollenkörner unmöglich hätten reichen können. Bei dieser Art wird nämlich der Pollen nie vor der Entfaltung der Knospe aus den Antheren herausgelassen. Murbeck (1901, p. 28) hat festgestellt, dass mit Bezug auf den Zeitpunkt der Embryobildung dasselbe Verhältnis bei *A. alpina* herrscht.

Die Beschaffenheit des Pollens.

Ist es also schon aus dem, was im Vorigen angeführt worden ist, unzweifelhaft, dass *Alchemilla orbiculata* und *vulcanica* Embryo ohne vorhergehende Befruchtung entwickeln, so muss jedenfalls, besonders infolge gewisser Angaben Strasburger's, ein besonderer Abschnitt der Entwicklung des Pollens gewidmet werden.

Aus meinen Präparaten ergiebt sich, dass bei *A. orbiculata* die Pollenmutterzellen in gewöhnlicher Weise in Synapsisstadium eintreten (s. Fig. 15 a), sich also bereiten, heterotypische Teilung durchzumachen. In derselben Figur b sehen wir diese Teilung durchgeführt, indem hier eine Pollentetrade ausgebildet ist. Es trifft häufig zu, dass eine der Zellen der Tetrade degeneriert und der Inhalt verschleimt wird, schon ehe sie die Mutterzelle verlassen hat (s. Fig. 15 c). Ein Teil der Tochterzellen werden indessen in gewöhnlicher Weise entwickelt. In Fig. 15 d sehen wir z. B. ein Stadium mit einem Kern. Die Entwicklung kann noch weiter gehen, so dass Pollenkörner entstehen, die sowohl eine vegetative wie eine generative Zelle enthalten (15 e). In f endlich sieht man ein Pollenkorn mit einer vegetativen Zelle und

zwei Spermakernen, also ein fertig gebildetes Pollenkorn, wenigstens dem Anscheine nach völlig funktionsfähig. Es ist indessen nur eine Minderzahl der zahlreichen Körner eines Pollenfachs, die eine so vollständige Entwicklung erreichen. In Fig. 16 sind einige derartige Pollenkörner zu sehen, von denen man glauben könnte, sie seien recht »gut». Aber wie ich schon früher gesagt habe, wird der Inhalt einiger durch die Tetradenteilung entstandenen Tochterzellen schon verschleimt, ehe die Membran der Mutterzelle gesprengt ist, und die meisten der übrigen gehen später ihrem Untergang entgegen, denn auch in diesen wird der Inhalt mit der Zeit verschleimt, und am häufigsten findet man zuletzt innerhalb der Wand nur einen grösseren oder kleineren Rest von Cytoplasma nebst einem verschrumpften Kern (s. Fig. 16). Es fragt sich nun, ob diese früher erwähnten, dem Anscheine nach völlig funktionsfähigen Pollenkörner, die — obwohl in der Minderzahl — so weit in

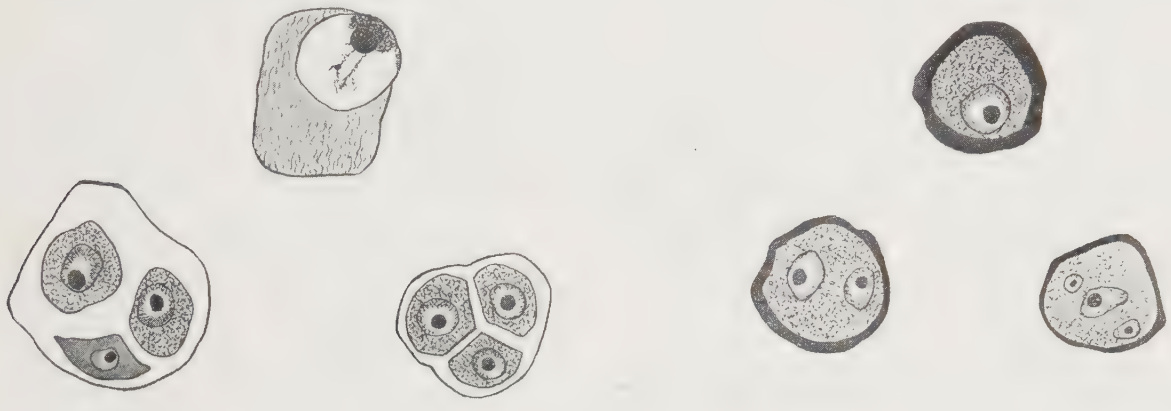


Fig. 15.

Verschiedene Stadien der Entwicklung der Pollenkörner bei *A. orbiculata*. Siehe weiter im Text. Vergr. 1200.

Entwicklung kommen, dass sogar die generativen Kerne ausgebildet werden, wirklich auch funktionieren können? Ohne eine nähere Untersuchung kann man nichts mit Gewissheit darüber sagen. Dies muss hervorgehoben werden, weil im ähnlichen Fall viele Autoren ohne weiteres einen solchen Schluss ziehen. In der Tat wird die Antwort auf diese Frage, insofern es *A. orbiculata* gilt, durchaus verneinend; und zwar aus folgendem Grunde. In den zahlreichen Präparaten von *A. orbiculata*, die ich untersucht habe, wurde niemals Pollen auf der Narbe beobachtet. Könnte er daran heften und keimen, so ist es ziemlich wahrscheinlich, dass ich es wenigstens einmal gesehen hätte. Weiter habe ich mehrmals Pollen aus Antheren von verschiedenem Alter genommen und auf die Narbe hinübergeführt, ohne ihn zum Keimen bringen zu können. Die Pollenkörner sind im Antherenfache mit einander zusammengeklebt, so dass sie auf mechanischem Weg getrennt werden müssen, ehe man sie auf die Narbe hinüberführen kann. Es ist deshalb unwahrscheinlich, dass Pollination der Narben überhaupt möglich ist. Hinsichtlich des Wertes des Pollens stimmt *A. orbiculata*

ganz sicher mit gewissen Eualchemillen überein, bei welchen Murbeck (1901, p. 7) ein paar Pollenkörner mit Protoplasten gefunden hat, während der Inhalt der Anthere übrigens aus einer einzigen formlosen Masse bestand. Bei Keimungsversuchen mit solchem Pollen bekam er nur negative Resultate. Dass *A. orbiculata* pollensteril ist, steht somit ziemlich fest. — In diesem Zusammenhang ist auch ein Verhältnis, worauf Prof. Murbeck mich aufmerksam gemacht, zu erwähnen. In älteren Blüten von *A. orbiculata* findet man nämlich, dass die Narben eine dunklere Farbe angenommen haben, und beim ersten Anblick könnte man glauben, dass sie konceptibel gewesen seien. Dies ist jedoch gewiss nicht der Fall, denn die dunklere Farbe erscheint nur darauf zu beruhen, dass Pilzsporen sich da niedergelassen und eine kleine Kolonie von braunen Hyphen entwickelt haben.

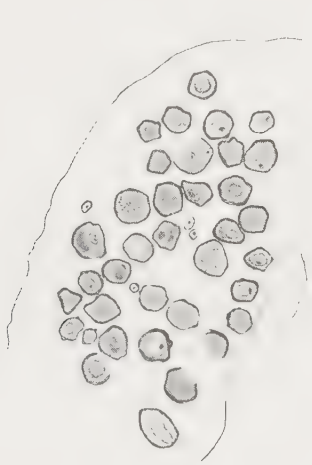


Fig. 16.
A. orbiculata. Pollenfach.
Vergr. 225.

Fig. 17.
A. vulcanica. Pollenfach.
Vergr. 225.

Auch bei *A. vulcanica* habe ich die Entwicklung des Pollens untersucht. In den Pollenfächern dieser Art sind es nur einige Mutterzellen, die eine Tetradenteilung durchmachen, bei andern dagegen bleibt sie vollständig aus. In etwas späteren Stadien findet man deshalb teils grössere, teils kleinere Zellen (s. Fig. 17). Die grösseren haben ganz dünne Wände und sind am öftesten ohne Inhalt, bisweilen aber erscheint ein grösserer oder kleinerer Protoplasmarest mit oder ohne deutlichen Kern. Alle diese Zellen sind offenbar Mutterzellen, die keine Tetradenteilung durchgemacht haben. Die kleineren Zellen haben eine dickere Wand, und ihr Inhalt ist verschleimt, mehr oder weniger homogen, oft einen Kern enthaltend. Dies sind Pollenkörner, und nur ausnahmsweise erscheinen die erwähnten Körner normal entwickelt zu sein. In noch älteren Antheren findet man den ganzen Inhalt zu einer einzigen formlosen Masse verkittet, worin man mitunter ein paar scheinbar fertiggebildete Pollenkörner wahrnehmen kann. Auch wenn diese keimen oder die

Befruchtung ausführen könnten, bekommen sie doch niemals Gelegenheit dazu, weil bei dieser Art, wenigstens in dem von mir untersuchten Material, das doch in jeder Blüte Samen entwickelte, die Antheren sich niemals öffnen.

Auch aus der Beschaffenheit des Pollens ergiebt sich also, dass Befruchtung bei *A. orbiculata* sehr unwahrscheinlich ist und bei *A. vulcanica* unmöglich stattgefunden haben kann.

Ich habe auch Gelegenheit gehabt, an Herbarmaterial den Pollen bei ein paar anderen amerikanischen Arten von derselben Sektion der Gattung zu untersuchen, nämlich *A. sibbaldiæfolia* H. B. K., Pringle Plantæ Mexicanæ 1888 N:o 1598 (non N:o 4935) und *A. hirsuta* H. B. K. var. *alpestris* Schl., Pringle 1888 N:o 1599. Bei der ersteren sind die Pollenkörner zu Klumpen zusammengeklebt und enthalten freilich Protoplasma, sind aber nicht lebensfähig. In den Antheren der letzteren kommt der Pollen nur sparsam vor, die Körner sind klein, mit Inhalt aber hier wie bei der vorigen Art gewiss untauglich.

Dank dem Entgegenkommen Professor Murbeck's kann ich einige Notizen über von ihm gemachte Pollenuntersuchungen bei noch einer Anzahl süd- und mittelamerikanischen Arten publizieren. Die Untersuchungen, die an Herbarmaterial angestellt worden sind, haben folgende Arten umfasst bzw. die unten angeführten Resultate gegeben: *A. procumbens* Rose n. sp., Pringle Plantæ Mexicanæ 1894 N:o 4936 et 1905 N:o 10046. Reich an Pollen. Die Körner sind entweder frei oder in Klumpen zusammengeklebt und mit Inhalt versehen, der jedoch nur aus einem verschleimten Protoplasmarest besteht. — *A. galioides* Benth. Pollenkörner frei aber gewiss untauglich. — *A. tripartita* Ruiz et Pav. Pollen ganz untauglich. — *A. venusta* Cham. et Schl. von Guatemala. Pollen untauglich. — *A. velutina* Wats. aus Mexico. Pollenkörner sämtlich zu einer breiförmigen Masse verkittet, die die Anthere nicht verlässt. — *A. pinnata* Ruiz et Pav. Pollen ganz untauglich. — *A. hirsuta* H. B. K. var. *campestris* Cham. et Schl. Pringle 1901 N:o 8557. Die Pollenkörner grösstenteils frei, aber sehr klein, vollständig leer und offenbar durchgehends ganz untauglich. In andern Blüten sind alle Körner frei und beinahe von voller Grösse und durchgehends mit Inhalt; dieser ist jedoch in einem oder mehreren Klumpen gesammelt, die tot zu sein scheinen. Wahrscheinlich ist auch der Pollen solcher Blüten untauglich. — *A. aphanoides* Mutis, Mandon Plantæ Andium Boliviens. N:o 665. Pollen ganz untauglich, zusammengeklebt, verlässt nicht die Anthere. — *A. Mandoniana* Wedd. In Andibus Ecuadorensibus coll. R. Spruce 1857—1859 N:o 5133. Pollen ganz untauglich. Letzterwähnte Art ist von besonderem Interesse, weil sie einer Abteilung der Gattung gehört, die Lagerheim *Fockella* benannt hat und die, da sie zum Unterschiede von allen andern Alchemillen keine Nebenkelchblätter hat, für eine dritte Sektion der Gattung gehalten werden muss. (Murbeck 1915, p. 12, Fig. IV). — Aus dem Angeführten ergiebt sich, dass pollensterile Arten also innerhalb aller drei Sektionen vorkommen.

Ich habe es als wichtig angesehen, die obenerwähnten Beobachtungen darzulegen, besonders zufolge der Mitteilungen, die Strasburger (1904, p. 103) über die

Beschaffenheit des Pollens bei den süd- und mittelamerikanischen *Alchemilla*-Arten gegeben hat, und der Schlüsse, die ihm daraus hervorzugehen scheinen. Strasburger hat folgende dem Kgl. Botan. Museum zu Berlin entliehenen Arten untersucht: *A. sibbaldiæfolia* H. B. K., *A. venusta* Schl., *A. rupestris* H. B. K., *A. hirsuta* H. B. K. var. *alpestris* Schl. und *A. pinnata* R. P., also bis auf *A. rupestris* ganz dieselben Arten, die Murbeck und ich untersucht haben. Sonderbarerweise hat er bei sämtlichen guten Pollen gefunden. Ob er dabei ausschliesslich die wenigen scheinbar funktionsfähigen Körner berücksichtigte, die bisweilen in einigen Antheren auftreten können, oder vielleicht noch wahrscheinlicher nur so frühe Stadien untersuchte, dass die Degeneration noch nicht angefangen hatte, ist schwer zu entscheiden. Durch diese Untersuchungen ist er indessen zu der Auffassung gekommen, dass die amerikanischen Alchemillen sich noch in gewöhnlicher Weise, also auf geschlechtlichem Wege, fortpflanzen. Nach dem, was ich oben angeführt habe, muss diese Auffassung insofern berichtigt werden, dass wenigstens viele von diesen Alchemillen sich ohne Zweifel parthenogenetisch fortpflanzen und es statt dessen in Frage gestellt werden kann, ob irgend eine die Befruchtung beibehalten habe.

In diesem Zusammenhang muss auch eine andere Angabe Strasburger's (l. c., p. 102) hervorgehoben werden, weil sie nicht unter allen Umständen gilt. Er glaubt nämlich, dass nur Antheren mit gut ausgebildetem Pollen sich öffnen. *A. orbiculata* ist pollensteril, und doch öffnen sich die Antheren. Mehrere andere amerikanischen Arten verhalten sich ebenso, gleichwie *A. speciosa* unter den Eualchemillen (Murbeck, 1901, p. 7).

Auf seine Pollenuntersuchungen gestützt hat sich Strasburger (l. c., p. 153) auch über das Alter der Parthenogenesis innerhalb der Gattung *Alchemilla* ausgesprochen. Weil die süd- und mittelamerikanischen Arten nach seiner Auffassung sich noch normal fortpflanzen, meint er, dass Parthenogenesis — phylogenetisch gesehen — ziemlich spät eingetreten sein müsse. Nimmt man indessen den Umstand in Betracht, dass Parthenogenesis in allen drei Sektionen vorkommt und dass die Gattung die weiteste geographische Verbreitung und parthenogenetische Vertreter in so weit getrennten Florengebieten wie Amerika und Europa hat, so scheint es im Gegenteil wahrscheinlicher zu sein, dass die Alchemillen sich seit sehr langer Zeit dieser Fortpflanzung bedient haben. Diese Frage wird indessen in dem Folgenden etwas ausführlicher behandelt.

Über die Ursachen der parthenogenetischen Embryobildung der Gattung Alchemilla.

Obgleich die Frage nach den Ursachen der parthenogenetischen Fortpflanzung der Alchemillen ganz gewiss nicht durch blosse Spekulationen zu beantworten ist, sondern wie viele andere biologische Probleme nur auf experimentellem Wege endgültig erledigt werden kann, will ich doch hier die Gelegenheit benutzen, einige Betrachtungen über Strasburger's Versuche einer Erklärung dieser Ursachen anzustellen,

Strasburger (l. c., p. 144) nimmt an, dass innerhalb der Gattung *Alchemilla* einmal während der phylogenetischen Entwicklung eine lebhafte Mutation stattgefunden haben müsse, und dass die entstandenen Mutanten durch Kreuzungen unter einander eine sexuelle Schwächung erlitten haben. Diese geschwächte sexuelle Fähigkeit sei später durch fortgesetzte Kreuzungen verstärkt worden und schliesslich zu vollständiger Sterilität übergegangen, die wiederum die mittelbare Ursache zur Entstehung der Parthenogenesis gewesen sei. Der auslösende Reiz während der Ontogenese werde durch die starke Zuströmung von Nährstoffen nach den jungen Samenanlagen hervorgerufen, wo sie jetzt nicht wie in normalen Fällen Anwendung zum Aufbau des nach der Befruchtung auswachsenden Embryos finden. Ebenso wie Sterilität könne in gewissen Fällen Diöcie wirken. Bei diöcischen Pflanzen sollten nämlich durch das Vorkommen der beiden Geschlechter an getrennten Orten oft Schwierigkeiten entstehen, Befruchtung zu erreichen. Seitdem aber die Eualchemillen steril geworden, sei der Bestand der Gattung in hohem Grade bedroht worden, und, um ihren völligen Untergang zu verhindern, habe sich Parthenogenesis eingestellt. Sonderbarerweise brauchen nach Strasburger die Störungen der sexuellen Funktionen nicht bis zu vollständiger Sterilität zu gehen, um Parthenogenesis zu inducieren, sondern diese könne sich schon auf einem früheren Stadium der Degeneration einstellen, u. zw. infolge innewohnender latenter Anlagen zu apomiktischer Entwicklung. Vollständige oder wenigstens stark merkbare Degeneration des Pollens, meint Strasburger, habe also direkt Parthenogenesis hervorgerufen als ein letztes Mittel, um die Schwierigkeiten der ausgebliebenen Befruchtung abzuwehren.

Wenn Parthenogenesis in der Weise hervorgerufen worden ist, wie Strasburger es gedacht hat, scheint mir indessen die Annahme von oft entstandenen Mutationen ganz unnötig zu sein, da es ja bekannt ist, dass Bastardierungen besonders zwischen nicht allzu nahestehenden Formen von Herabsetzung der geschlechtlichen Reproduktionsfähigkeit oder oft genug von sexueller Impotenz begleitet zu sein pflegen. Übrigens hat ja die moderne Vererbungsforschung an den Tag gelegt, dass die Mutationen, die H. de Vries von so grosser Bedeutung für die Artbildung zu sein meinte, weit seltener sind, als man früher zu glauben geneigt war.

Ist Sterilität die Ursache der Parthenogenesis, wie soll man denn das Vorkommen derselben bei einigen Bastarden zwischen einerseits *A. pentaphylla* und andrerseits gewissen zur Gruppe *Alpinæ* gehörenden *Alchemilla*-Arten erklären, da ja die Bastarde von sexuell potenten Eltern stammen müssen? Man könnte allerdings glauben, dass diese Bastarde entstanden wären, ehe die sexuelle Fähigkeit der Eltern noch ganz erloschen war. Strasburger meint indessen, dass sie als Bastarde freilich ihre Sexualität hätten verlieren können; dass sie aber den parthenogenetischen Weg einschlugen, beruhte auf der schon hervorgehobenen Neigung zu einer solchen Embryobildung innerhalb der Gattung. Diese Tendenz haben sie von einem der Eltern der Gruppe *Alpinæ* geerbt, denn der andere, die *A. pentaphylla*, bildet Embryo auf normale Weise. Eine solche Tendenz ist also vorhanden, ehe noch vollständige Sterilität erreicht worden ist. Strasburger meint auch, dass sie mehrmals

bei den Eualchemillen unabhängig bei verschiedenen Arten erschienen sei, und dass ihre Entstehung ein Ausdruck eines von dieser Untergattung während der phylogenetischen Entwicklung erreichten Zustandes sei. Dass die Eualchemillen bei mehreren verschiedenen Zeitpunkten, gewissermassen Art für Art, von normaler mit Befruchtung kombinierter Fortpflanzung zu parthenogetischer übergegangen sind, erscheint jedoch kaum wahrscheinlich, wenn man bedenkt, dass Parthenogenesis in allen drei Sektionen der Gattung vorkommt und dass sie, wie ich früher hervorgehoben habe, sicherlich von sehr hohem Alter ist. Auch wenn es sich so verhielte, wie es Strasburger meint, wird dadurch nichts betreffs der Entstehung parthenogenetischer Fortpflanzung erklärt. Denn man fragt sich denn begreiflicherweise, woher diese Neigung gekommen sei und auf welche Weise sie gewirkt habe. Dies ist es ja, was auseinandergesetzt werden sollte, und kann also nicht als Erklärungsgrund benutzt werden, sondern kann nur dazu dienen, das ganze Problem zu verrücken.

Unstreitig liegt die Annahme nahe, dass geschwächte Entwicklung des Pollens und völlige Sterilität direkt Parthenogenesis hervorgerufen hat, da ja Apomixis so oft mit Pollensterilität verbunden ist. Strasburger denkt sich, wie schon erwähnt, den Zusammenhang gerade in dieser Weise. Mehrere Umstände widersprechen indessen dieser Hypothese. Hätte Degeneration des Pollens parthenogenetische Fortpflanzung hervorgezwungen, liesse sich erwarten, dass alle Pflanzen mit solcher Embryobildung pollensteril sein sollten. Dies ist jedoch nicht der Fall mit *Thalictrum purpurascens* und *Hieracium aurantiacum*, von welchen das erstere gut entwickelten Pollen hat und das letztere sogar durch Befruchtung nahestehender Arten Bastarde erzeugen kann, obgleich beide parthenogenetisch sind, *Thalictrum purpurascens* wenigstens fakultativ. Auch Winkler (1908) hat diese Tatsachen hervorgehoben; sie deuten darauf hin, dass Pollenverbildung wenigstens in hier angegebenem Fall nichts mit der Entstehung parthenogenetischer Fortpflanzung zu tun hat und also als Erklärungsgrund keine allgemeine Gültigkeit beanspruchen kann.

Bei den meisten parthenogenetischen Formen sind jedoch Störungen in den sexuellen Verhältnissen eingetroffen, aber diese beschränken sich nicht nur auf die männlichen Geschlechtszellen, sondern auch die weiblichen sind von ihnen beeinflusst worden. Demnach sind die parthenogenetischen Alchemillen sexuell stark entschwächt, was sich nicht nur durch die Desorganisation des Pollens, sondern auch durch die abnorme Entwicklung des weiblichen Archespors äussert. Die axile Embryosackmutterzelle, die sich normal nach der Reduktionsteilung zum Embryosack entwickeln sollte, ist auch unter dieselben hemmenden Faktoren wie der Pollen hineingeraten, und diese erlauben nicht, dass sich der Entwicklungsgang in gewöhnlicher Weise abspielt. Dass sie jedoch einen Versuch in dieser Richtung macht, ergiebt sich daraus, dass sie noch immer gewisse Prophasen der Reduktionsteilung durchläuft. Eigentümlicherweise erscheint dieselbe Unregelmässigkeit in der axilen Embryosackmutterzelle bei *A. arvensis*, obgleich diese Art normalen Pollen und auch Befruchtung hat. Murbeck (1901, p. 37) sagt, nachdem er die Übereinstimmung in der Entwicklung des Archespors zwischen erwähnter Art und den

parthenogenetischen Alchemillen geschildert hat: »Die axile Embryosackmutterzelle — oder im allgemeinen eine der central gelegenen — bleibt auch bei der betreffenden Art, wenigstens in den meisten Fällen, ungeteilt und zeigt dabei ganz dieselben Struktureigentümlichkeiten u. s. w. wie bei den parthenogenetischen Arten». Die Präparate, die den Figuren Murbeck's (1901, p. 62—65, Taf. VI) entsprechen, habe ich die Gelegenheit zu untersuchen gehabt, und wie Murbeck konnte ich die grosse Ähnlichkeit der Entwicklung des Archespors zwischen *A. arvensis* einerseits und den Eualchemillen andererseits konstatieren. Dieselbe Ähnlichkeit herrscht auch bei den von mir untersuchten *Alchemilla*-Arten, die zu derselben Sektion wie *A. arvensis* gehören. Auch bei dieser letzteren Art zeigt die axile Embryosackmutterzelle dieselbe Armut an Inhalt im Kern und dieselbe Dünnheit des Cytoplasmas und macht keineswegs den Eindruck, lebenskräftig zu sein. Freilich meint Strasburger (1904, p. 127), dass sie sich teile, aber dieselbe Meinung hat er ja hinsichtlich der entsprechenden Zelle der apomiktischen Formen ausgesprochen, obgleich dies, wie sich aus meinen Untersuchungen ergiebt, nicht der Fall ist. Es kommt mir statt dessen wahrscheinlich vor, dass diese Zelle hier wie bei den parthenogenetischen Alchemillen stirbt und verdrängt wird. Die Aufgabe den Embryosack zu bilden muss somit von den angrenzenden sich teilenden Zellen übernommen werden. Nach Murbeck entsteht der Embryosack aus den durch diese Teilungen entstandenen Tochterzellen »und nicht aus den ungeteilten Mutterzellen». Jede dieser Tochterzellen ist indessen auch bei *A. arvensis* qualifiziert, zum Embryosack auszuwachsen, und die Teilungen, wodurch sie entstanden, können wir aus guten Gründen als der Tetradenteilung in den Pollenmutterzellen homolog betrachten». Murbeck ist nicht ganz sicher, dass diese Teilungen mit Reduktion der Chromosomen verbunden sind. Dass dies nicht der Fall ist, scheint mir deshalb wahrscheinlich, weil er andernfalls ganz gewiss die betreffenden Zellen wenigstens die Vorstadien der Reduktionsteilung durchlaufend gesehen hätte. Strasburger (l. c., Fig. 5, Taf. I) giebt zwar an, dass die Kernteilung heterotypisch und die Zahl der reduzierten Chromosomen 16 sein sollte, aber diese sind bei *A. arvensis* wie bei übrigen zu derselben Sektion gehörenden Arten sehr klein, weshalb es mit besonders grossen Schwierigkeiten verbunden ist, eine genaue Berechnung anzustellen. Wenn nun bei den Teilungen, die der Embryosackbildung vorhergehen, die Chromosomen nicht reduziert werden, was ich für wahrscheinlich halte, wird die Eizelle ebenso viele Chromosomen wie die vegetativen Zellen enthalten, d. h. wir haben hier eine Eizelle mit der diploiden Zahl der Chromosomen, und diese Eizelle wird befruchtet, als ob sie haploid wäre, ein Verhältnis, das man bei andern Pflanzen nicht kennt. Dies bedeutet denn auch, dass, wie ich in einem andern Zusammenhang ausführlicher erwähnen werde, die grundwesentliche Verschiedenheit, die viele Autoren zwischen einer haploiden und einer diploiden Eizelle sehen wollen, in der Tat nicht existiert.

Bei *A. arvensis* findet man also dieselbe Uneigentlichkeit in dem weiblichen Geschlechtsapparat wie bei den parthenogenetischen, ohne hier mit Pollensterilität oder Parthenogenesis verbunden zu sein. Dies scheint mir dafür zu sprechen, dass

diese letztere nicht in der intimen Relation zu den sexuellen Verhältnissen steht, wie man es gemeint hat. Es wäre von hohem Interesse kennen zu lernen, wie die mit Befruchtung ausgestatteten subnivalen *Alchemilla*-Arten sich hinsichtlich der axilen Embryosackmutterzelle verhalten.

Was die Ursachen der Parthenogenesis betrifft, ist es wohl am wahrscheinlichsten, dass, wie Winkler (1906, p. 259) es hervorhebt, »derselbe Komplex von Ursachen, der die parthenogenetische Entwicklung der Eizelle resp. das Unterbleiben der Reduktionsteilung in der Makrospore veranlasste, auch für das Rudimentärwerden der Mikrosporen massgebend war». Da nun offenbar nicht alle in diesen Komplex eingehenden Faktoren hinsichtlich *A. arvensis* im Stande waren, sich geltend zu machen, sondern den Pollen unberührt liessen, so hat diese Art Befruchtung beibehalten können. Dass innerhalb der Sektion *Eualchemilla* sich nur die subnivalen Arten noch auf geschlechtlichem Wege fortpflanzen, deutet darauf hin, dass die ebenerwähnten Faktoren möglicherweise ökologischer Natur sein können. Eine erneuerte Untersuchung hinsichtlich *A. arvensis*, um vollkommene Gewissheit über das oben berührte Verhältnis zu bekommen, scheint sehr erwünscht, und ist deshalb auch von mir für die nächste Zukunft geplant.

Parthenogenesis und Polymorphismus.

Parthenogenetische Fortpflanzung kommt, wie bekannt, bei mehreren sowohl höheren als niederen Pflanzen vor. Bei Ostenfeld (1910) finden wir eine Zusammenstellung bis dahin bekannter Fälle unter den Phanerogamen. Neuerdings hat Holmgren (1916) Parthenogenesis bei *Eupatorium glandulosum* festgestellt, und infolge vorliegender Untersuchung kommt auch die Sektion *Aphanes* der Gattung *Alchemilla* hinzu. Bemerkenswert ist, dass die meisten Gattungen mit parthenogenetischer Fortpflanzung durch Polymorphismus ausgezeichnet sind. Man hat deshalb die Vermutung ausgesprochen, dass dieses Verhältnis kaum rein zufällig sein kann. Man hat auch die Frage aufgeworfen, ob nicht ein näherer Zusammenhang zwischen Parthenogenesis und Polymorphismus vorhanden sein könnte. Schon in seiner ersten Arbeit über vegetative Embryobildung bei den Alchemillen hat Murbeck (1897) die Aufmerksamkeit auf die erwähnte Frage gerichtet. Er fand nämlich, dass die meisten nord- und mitteleuropäischen *Alchemilla*-Arten sich ohne Mitwirkung des Pollens fortpflanzen aber doch vollentwickelte Frucht in fast jeder Blüte hervorbringen. Zu gleicher Zeit fiel ihm auch in hohem Grade die wunderliche Konstanz auf, die für die verschiedenen Arten dieser Gattung bezeichnend war. Er hat Tausende von Individuen verschiedener Formen untersucht, die durcheinander an demselben Ort wuchsen, ohne andere Verschiedenheiten zwischen ihnen als solche, die durch Einwirkung rein äusserer Faktoren hervorgerufen worden sind, wahrnehmen zu können. Dieselbe Formbeständigkeit wird bei den erwähnten Alchemillen

wiedergefunden, auch wenn sie von entfernteren Teilen ihrer respektiven Verbreitungsgebiete stammen. Über die Erklärung dieses allein dastehenden Verhältnisses sagt Murbeck, dass der Grund darin liegen muss, dass die Embryobildung rein vegetativ ist, weshalb der Same und die daraus entwachsende Pflanze nur ein Ableger der Mutterpflanze ist. In seinen späteren Arbeiten über die Alchemillen (1901) und die polymorphen Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium* (1904) äussert sich Murbeck in derselben Richtung. Er hält auch die Formbeständigkeit dieser letzteren Gattungen für eine Folge ihrer parthenogenetischen Fortpflanzung. Hierdurch werden ja unstreitig die Möglichkeiten erblicher Variation ausgeschlossen, die andern Pflanzen mit Geschlechtsfortpflanzung offen stehen.

Andererseits hat man die Erklärung der Parthenogenesiserscheinung gerade im Polymorphismus gesucht. Strasburger (1904, p. 144) denkt sich also, dass die Vielgestaltigkeit der Alchemillen durch lebhafte Mutationen — im Sinne de Vries' — hervorgerufen worden sind. Die auf diese Weise entstandenen Typen sind später mehrmals mit einander gekreuzt worden, wodurch ihre geschlechtliche Reproduktionsfähigkeit allmählich geschwächt worden ist, was schliesslich zu vollständiger Sterilität geführt hat. Die Unfähigkeit, sich auf sexuellem Wege fortzupflanzen, hat ihrerseits wiederum direkt parthenogenetische Embryobildung hervorgezwungen.

Tischler (1908, p. 138) hat derselben Auffassung eine noch bestimmtere Form gegeben. Auch er meint, dass die vielen verschiedenen Formen einiger polymorphen Gattungen, wie *Alchemilla* und *Marsilia*, durch Mutation während einer nicht gar zu entfernten Zeit entstanden seien, wobei Hand in Hand mit der Artbildung eine geschwächte Pollenentwicklung gegangen sei. »Es scheint wohl dabei sicher, dass nicht die Apogamie das Primäre, die Pollenreduktion das Sekundäre ist, sondern dass gerade umgekehrt erstere sich einfand, nachdem eine normale Befruchtung nicht mehr möglich war.» Auch andere Autoren haben sich an diese Auffassung angeschlossen, so z. B. Palm (1914). Wie wir bald sehen werden, ist die oben erwähnte Ansicht nicht richtig, und Einwendungen dagegen sind auch nicht ausgeblieben. So hebt Winkler (1908, p. 147 ff.) hervor, dass Polymorphie kaum direkt das Ausbleiben der Befruchtung verusachen kann, weil gewisse polymorphe Gattungen, z. B. *Rosa* und *Rubus*, weder sexuell geschwächt worden sind noch sich parthenogenetisch fortpflanzen. Neueren Forschungen gemäss haben jedoch viele *Rubi* und *Rosæ* recht schlechten Pollen; bei einigen *Rosa*-Arten hat Lundström Parthenogenesis nachgewiesen, und in der Gattung *Rubus* kommt nach Lidforss Pseudogamie vor. Viele Arten der erwähnten Gattungen sind indessen in ihren sexuellen Organen nicht geschwächt worden. Strasburger hat sich auch infolgedessen für eine Verallgemeinerung der Verhältnisse bei *Alchemilla*, wie sie nach seiner Ansicht liegen, entschieden reserviert. Winkler findet es auch eigentümlich, dass einzelne Gattungen gegen Sterilität mit Parthenogenesis reagieren, da sie sich ebensowohl vegetativer Propagation bedienen könnten, was kein neues und ungeprüftes Mittel bedeuten würde, weil dabei nur eine Fähigkeit in Anspruch genommen wird, die in einer oder der andern Form schon vorher jeder Pflanze zukommt. Deshalb hält

er es für wahrscheinlicher, dass bei stark mutierenden Gattungen oder Arten die Möglichkeit der Entstehung von Individuen mit Anlagen für Parthenogenesis u. s. w. — wenn sie durch äussere Verhältnisse hervorgerufen werden können — grösser als sonst wäre. Da sie, nachdem sie parthenogenetisch geworden sind, Kreuzungen mit andern Mutanten entzogen sind, können sie sich später völlig konstant erhalten.

Ganz gewiss kann man nicht den Polymorphismus für die Entstehung der Parthenogenesis verantwortlich machen. Schon Jordan (1873) hat nachgewiesen, dass mehrere Pflanzenarten polymorph sind, und fortgesetzte artsystematische Untersuchungen haben bewiesen, dass Polymorphismus eine sehr gewöhnliche Erscheinung ist. In der Tat könnte man sagen, dass er allen Organismen zukommt. Bei Arten mit Kreuzbefruchtung fällt er indessen nicht so scharf in die Augen, weil die kleinsten Formen nicht konstant sind, sondern die extremsten Typen durch gleichmässige Übergänge mit einander verbunden werden. Früher meinte man, dass die Ursache dazu in einer innewohnenden Neigung zu Variation zu suchen sei, aber die moderne Vererbungsforschung hat eine mehr befriedigende Erklärung über hierher gehörende Verhältnisse abgegeben. Bei den allogamen Organismen sind also die kleinsten systematischen Einheiten nicht beständig, weil die überwiegende Mehrzahl derselben aus komplizierten Heterozygoten besteht, die bei Kreuzbefruchtung neue Genkombinationen eingehen und dann in eine grosse Zahl verschiedener Individuen gespaltet werden. Durch wiederholte Selbstbefruchtung, wenn eine solche einige Generationen hindurch möglich ist, sollte man indessen Homozygoten, d. h. konstante Formen, hervorbringen können, die ihre Beständigkeit behalten, so lange Kreuzbefruchtung verhindert wird. Bei autogamen Organismen dagegen besteht eine Population aus einer Menge Homozygoten oder, wie man auch zu sagen pflegt, reinen Linien. Eine Art, die sich in grosser Ausdehnung durch Selbstbefruchtung vermehrt, wird deshalb viele wohl getrennte kleinste Typen enthalten, mit andern Worten die Art ist polymoprh. Nun können indessen auch Heterozygoten konstant erhalten werden, wenn sie ausschliesslich vegetativ vermehrt werden, wobei so genannte Klonen entstehen. Wenn wir uns denken, dass eine kreuzbefruchtende Art von geschlechtlicher Fortpflanzung zu parthenogenetischer übergegangen wäre, so hätte sie sich dadurch ein Mittel erworben, die vorhandenen Typen konstant zu halten. Es würde eine Anzahl Klonen entstehen, die infolge der Parthenogenesis verhindert sind, Kreuzungen mit einander einzugehen, und wir würden eine Art mit deutlich hervortretendem Polymorphismus vor uns sehen. Es ist ersichtlich, dass auf diese Weise der viel umstrittene Polymorphismus bei den parthenogenetischen Pflanzen entstanden ist, wenn sie sich vorher durch Kreuzbefruchtung fortpflanzten.

Ein näherer Zusammenhang zwischen Parthenogenesis und Polymorphismus existiert also nicht, was auch Nilsson-Ehle (1915, p. 36) hervorgehoben hat. Weil so viele parthenogenetische Gattungen zu gleicher Zeit polymorph sind, lag es nahe, eine nähere Relation zwischen den beiden Erscheinungen anzunehmen, aber nach dem, was oben angeführt worden ist, sehen wir ein, dass dieser Zusammenhang

nur scheinbar ist. Der Polymorphismus hat nicht Parthenogenesis hervorrufen können, sondern diese hat im Gegenteil deutlich hervortretenden Polymorphismus veranlasst. Also können wir Murbeck darin beistimmen, dass die Formbeständigkeit der Alchemillen auf ihrer parthenogenetischen Fortpflanzung beruhe, sowie auch Ostenfeld, welcher sagt, »that the polymorphism is correlated to the apogamy in such a manner only that apogamy, through the constancy of the species, apparently furthers the polymorphism».

In diesem Zusammenhang hat man auch die Frage lebhaft erörtert, ob bei apomiktischen Pflanzen erbliche Variation zu Stande kommen kann. Sind die vielen kleinsten Typen bei *Alchemilla*, *Taraxacum*, *Hieracium* u. s. w. vor oder nach dem Zeitpunkt entstanden, wo apomiktische Fortpflanzung die geschlechtliche ersetzte? Gewisse Autoren, wie Raunkiær (1903), Winkler (1908) und Ostenfeld (1910), sind der Ansicht, dass Variationen und Mutationen auch bei den parthenogenetischen Pflanzen vorkommen; andere, wie Murbeck (1904), sind über die Richtigkeit dieser Ansicht wenigstens im Zweifel.

Erbliche Variation infolge Neukombination ist natürlich ausser acht zu lassen, weil die Eizelle ohne Befruchtung entwickelt wird. Es fragt sich denn, ob Mutationen auch bei apomiktischen Formen entstehen. Zufolge der modernen Vererbungsforschung sind Mutationen im Sinne de Vries' zweifelhaft. Besonders hat Heribert-Nilsson (1912) nachgewiesen, dass einige *Oenothera*-Mutanten sicherlich zu Neukombinationen zu rechnen sind. Man kennt jedoch nunmehr eine andere Art Mutation, und zwar das Auftreten erblicher Verschiedenheiten bei den Nachkommen, mit den Eltern oder mit dem einen verglichen, wenn es nur ein ist, infolge innerer unbekannter Ursachen. Solche Mutationen sind eine im Leben der Pflanze mehr normal auftretende Erscheinung, setzen nicht nur während gewisser Perioden ein und kommen wahrscheinlich bei den meisten Pflanzen vor. Es handelt sich nur darum, diese einer hinreichend sorgfältigen Untersuchung zu unterwerfen, um den Wert solcher Variationen richtig beurteilen zu können, denn sie sind schwer von Neukombinationen zu unterscheiden. Von diesen Mutationen schreibt Baur (1914, p. 279), dass sie »kommen zwar sicher häufiger vor, als man denkt, — es werden die wenigsten kleinen Mutationen als solche erkannt — aber so häufig, dass sie in nennenswertem Grade an der »individuellen Variabilität» einer Sippe beteiligt wären, sind sie gewiss nicht». Wenn dem so ist, wären es wohl Mutationen dieser Art, von denen man denken könnte, dass sie zur Variation der parthenogenetischen Pflanzen beitrügen. Dass solche wahrscheinlich doch nicht bei den apomiktischen Alchemillen vorkommen, scheint aus Murbeck's Untersuchungen hervorzugehen, denn wenn sie wirklich vorhanden wären, hätte er wohl einige Beobachtungen in dieser Richtung gemacht bei Untersuchung von Tausenden von Individuen verschiedener Formen. Nicht viel wahrscheinlicher ist das Vorkommen von Mutationen bei *Taraxacum*, da auch bei dieser Gattung nach Raunkiær die Typen sehr konstant sind. Vorausgesetzt dass die Parthenogenesiserscheinung von hohem Alter ist, scheint es jedoch Murbeck als denkbar, dass neue Formen innerhalb der Gattung

Hieracium aus schon apomiktischen Eltern entstehen können. Indessen erklärt er sich nicht ganz überzeugt, dass diese Voraussetzung richtig ist. Ostenfeld dagegen nimmt an, dass Neubildung von Arten hier ganz gewiss Hand in Hand mit »Apogamie» vor sich geht. Er hat auch die Entstehung eines Mutanten in einer F_2-Generation eines apogamen Elters konstatiert, aber nur eines einzigen. Mir scheinen keine prinzipiellen Gründe vorzuliegen, die absolut dagegen sprechen, dass dies wirklich eintreffen kann. Wahrscheinlich können vegetative Mutationen ebenso wohl bei parthenogenetischen Pflanzen wie bei Pflanzen mit normaler Befruchtung entstehen, aber hinsichtlich der Gattungen *Alchemilla* und *Taraxacum* kann ich kaum glauben, dass sie sich immer notwendig einstellen müssen, und mit Bezug auf *Hieracium* ist es unwahrscheinlich, dass sie so gewöhnlich sind, dass sie in wesentlichem Grade zu dem ausserordentlichen Formenreichtum dieser Gattung beigetragen haben. Hiermit stimmt übrigens Baur's Ansicht überein, dass nämlich Mutationen freilich häufiger vorkommen, als man gedacht hat, dass sie aber nicht in grösserer Ausdehnung zu individueller Variation beitragen. Indessen kennt man noch so lange nicht vieles von Mutationen. Mit Bestimmtheit kann man deshalb nur behaupten, dass parthenogenetische Gattungen sich sehr gut für Untersuchungen dieser Art eignen, weil bei ihnen andere Formen erblicher Variation ausgeschlossen sind.

Einige Bemerkungen zur Nomenklatur.

Im Vorstehenden habe ich wie Murbeck und gewisse andere Autoren den Terminus Parthenogenesis benutzt, um die Entstehung des Embryos aus einer unbefruchteten Eizelle, deren Chromosomenzahl die diploide ist, zu bezeichnen. Viele Forscher bedienen sich der Bezeichnung Apogamie für solche Embryobildung, beschränken aber nicht diesen Begriff nur auf ebenerwähnte Form geschlechtsloser Vermehrung, sondern benutzen auch das Wort in weiterem Sinne. Da die hergehörige Terminologie also nicht ganz distinkt ist, möchte ich hier auch etwas näher die Gründe auseinandersetzen, die mich veranlasst haben, den Terminus Parthenogenesis zu wählen.

Das Wort Parthenogenesis schreibt sich von Owen (1849) her, welcher diesen Terminus für den Propagationsprozess benutzte, der bei einigen niederen Tierformen vorkommt, wo eine geschlechtslose Generation regelmässig mit einer geschlechtlichen abwechselt. Ihre moderne Bedeutung hat indessen Parthenogenesis erst durch von Siebold (1856), ebenfalls Zoolog, erhalten, indem er als wirklich parthenogenetisch die Entwicklung neuer Individuen aus den unbefruchteten Eiern der Bienenweibchen und gewisser Schmetterlingen mit normalen Reproduktionsorganen bezeichnete. Nach von Siebold nahmen auch die Botaniker den Terminus Parthenogenesis auf. Da der Bau der Samenanlage zu jener Zeit nicht bekannt war, ist es begreiflich, dass man anfangs, wie z. B. Braun (1857) und Regel (1859), unter Parthenogenesis die Entstehung —

im allgemeinen — von Samen aus der Samenanlage ohne Mitwirkung des Pollens verstand. Als später der Bau der Samenanlage näher untersucht worden war, erhielt Parthenogenesis in der botanischen Litteratur dieselbe Bedeutung, wie in zoologischem Sinne, nämlich die weitere Entwicklung der Eizelle ohne Befruchtung.

Apogamie dagegen ist von DE BARY (1878, p. 479) eingeführt, welcher darunter den Verlust einer Art von ihrer sexuellen Reproduktionsfähigkeit — »Zeugungsverlust» — und deren Ersetzung auf andere Weise verstand. In diesem ihren ursprünglichen Sinn ist der Terminus Apogamie indessen nicht beibehalten worden. Vielmehr hat er bei verschiedenen Forschern eine wechselnde Bedeutung bekommen. So hat JUEL (1900, p. 40) Apogamie einen beschränkteren Sinn geben wollen, indem er eine solche vorhanden zu sein meint, wenn ein Gametophyt ohne geschlechtliche Fortpflanzung einen Sporophyten entwickelt. Auch mit einer solchen Definition wird doch Apogamie ein ziemlich vieldeutiger Begriff. Dahin rechnet er nämlich nicht nur gewisse Farnkräuter, deren Prothallien die Fähigkeit haben, eine neue Sporophytengeneration ohne Befruchtung hervorzubringen, sondern auch die Angiospermen, bei welchen sich der Embryo aus irgend einer der Antipoden oder einer der Endospermzellen entwickelt. Parthenogenesis sollte sogar nur ein Spezialfall der Apogamie sein. Ungefähr in demselben Sinn wie JUEL benutzen COULTER und CHAMBERLAIN (1903, p. 210) das Wort Apogamie. Sie scheinen jedoch ein gewisses Bedenken gegen die Benutzung derselben Bezeichnung sowohl für die Entwicklung der Eizelle als diejenige der übrigen Zellen im Embryosacke zum Embryo ohne Befruchtung zu tragen. Wenn die Embryobildung von einer andern Zelle als der Eizelle ausgeht, schlagen sie nämlich den Terminus vegetative Apogamie vor, dadurch zur Hälfte zugebend, dass die apogame Entwicklung der Eizelle nicht in gleichem Masse vegetativ ist. Entsteht der Embryo aus Zellen ausserhalb des Embryosacks, wird der Verlauf gewöhnlicher Knospung gleichgestellt. Einen deutlich markierten Unterschied hinsichtlich der Art der Embryogenese, die davon abhängt, von welchen der Zellen des Embryosacks die Entwicklung ausgeht, finden wir dagegen bei GUERIN (1904, p. 80) und TREUB (1905, p. 149). Wenn nämlich eine andere Zelle des Embryosacks als die Eizelle die Entstehung eines Embryos auf asexuellem Wege veranlässt, benutzen diese Autoren den Terminus Apogamie, andernfalls Parthenogenesis. TREUB unterscheidet wie WINKLER (1906) generative und somatische Parthenogenesis, je nachdem die Chromosomen der Eizelle reduziert sind oder nicht. STRASBURGER (1904, p. 113) hebt mit grösster Schärfe hervor, dass die Embryoentwicklung der Eualchemillen nicht parthenogenetisch sondern apogam ist, weil die Chromosomen der Eizelle, die bei diesen Pflanzen trotz ausgebliebener Befruchtung den Ausgangspunkt der Embryoentwicklung bildet, nicht reduziert sind. Er sieht nur einen Gradunterschied zwischen einer solchen Fortpflanzung und derjenigen, wo der Embryo aus einer Nucelluszelle entsteht. »Streng genommen würde somit der aus einem apogamen »Ei» sich entwickelnde »Keim» auch mehr einen Adventivkeim darstellen und liesse der Vorgang sich als oogame Apogamie bezeichnen.» Parthenogenesis liegt, nach STRASBURGER, nur dann vor,

wenn eine Eizelle mit reduzierter Chromosomenzahl ohne Befruchtung einen Embryo erzeugt. Er spricht also einer mit der diploiden Zahl der Chromosomen ausgerüsteten Eizelle alle Eigenschaften ab, die andernfalls, d. h. wenn sie nur haploid gewesen wäre, dieser Eizelle zukommen würden, obgleich sonst keine Verschiedenheit zwischen ihnen anzuführen ist. Farmer und Digby (1907, p. 192) versuchen sich an einem Kompromiss, indem sie zwei Arten von Apogamie unterscheiden, nämlich Parthenapogamie, d. h. die Entstehung eines Sporophyten aus der unbefruchteten diploiden Eizelle, und Euapogamie, d. h. die Entwicklung des Sporophyten auf ungeschlechtlichem Wege aus dem Gametophytengewebe. Ostenfeld (1910, p. 268) endlich definiert Apogamie so, dass darunter ungeschlechtliche Entwicklung eines Sporophyten aus einer oder der andern der Zellen eines Gametophyten zu verstehen ist, wenn nämlich die Chromosomen nicht reduziert sind. Andere Autoren benutzen den Terminus Apogamie, ohne näher anzugeben, auf welche Form derselben sie sich beziehen. Das Angeführte dürfte deutlich genug zeigen, welche wechselnde Bedeutung das Wort erhalten hat

Die Schwierigkeiten einer so unbestimmten Terminologie könnten leicht überwunden werden, wenn man sich über diejenige einigen wollte, die Winkler (1908, p. 11) vorgeschlagen hat und welche mir ganz befriedigend erscheint. Es scheint ihm nicht angemessen, die Apogamie in ihrer alten Bedeutung nach de Bary wieder einzuführen, was vielleicht doch das richtigste gewesen wäre, sondern schlägt einen ganz neuen Terminus vor, Apomixis, worunter er die Ersetzung der geschlechtlichen Fortpflanzung mit geschlechtsloser versteht. Apomixis ist also mit Apogamie in dessen ursprünglichem Sinne gleichbedeutend. Unter Apomixis ordnet dann Winkler die verschiedenen Formen asexueller Fortpflanzung ein, wovon folgende Kategorien zu bemerken sind:

1. Vegetative Propagation. In diesem Zusammenhang für unsere Auseinansetzungen ohne Interesse.

2. Apogamie, d. h. die Entstehung eines Sporophyten aus den vegetativen Zellen eines Gametophyten, aber ohne Befruchtung. Von Apogamie sind zwei Formen zu unterscheiden: somatische und generative. Bezeichnend für die somatische ist, dass die Zelle oder der Zellenkomplex, der sich zum Sporophyten entwickelt, die diploide Chromosomenzahl hat, während hingegen diese Zahl bei generativer Apogamie auf die Hälfte reduziert ist.

3. Parthenogenesis ist die apomiktische Entwicklung der Eizelle zum Embryo. Auch von Parthenogenesis kommen zwei Formen vor: somatische, wenn die Chromosomenzahl die diploide, generative hingegen, wenn diese Zahl die haploide ist.

Meiner Meinung nach ist es ganz berechtigt, den Terminus Parthenogenesis für den Fall zu behalten, wenn die Eizelle sich apomiktisch entwickelt. Schon aus Prioritätsgründen ist dies am geiegnetsten. Für die Entwicklung der haploiden Eizelle ohne Befruchtung stimmen alle überein den Terminus Parthenogenesis zu benutzen, aber wenn es sich um dieselbe Entwicklung der diploiden Eizelle handelt, gehen die Meinungen auseinander. In diesem letzteren Fall meint man, dass die Entwicklung

nicht parthenogenetisch sondern apogam ist, weil man die diploide Eizelle als ganz homolog mit den vegetativen Zellen des Sporophyten betrachtet. Am stärksten kommt diese Auffassung zum Ausdruck bei Strasburger. Winkler (1908, p. 105 ff.) sieht indessen die Sache auf andere Weise an. Das diploide Ei, wie er der Kürze wegen die Eizelle mit derselben Anzahl Chromosomen wie die vegetativen Zellen nennt, — im Gegensatz dazu steht denn das haploide Ei mit nur halb so vielen Chromosomen — hat freilich dieselbe Form wie die haploide, aber nur aus diesem Grunde kann man nach Winkler keinen endgültigen Schluss auf ihre Gleichwertigkeit ziehen. Dass indessen das diploide Ei mit einer vegetativen Sporophytenzelle nicht ganz homolog ist, darauf schliesst er sich auch aus dem Grunde, dass diöcische Pflanzen mit somatischer Parthenogenesis sowohl männliche als weibliche Abkommen hervorbringen können. Wäre das diploide Ei mit einer gewöhnlichen vegetativen Zelle homolog, würden daraus nur weibliche Pflanzen entstehen. Ein anderer Umstand, der in derselben Richtung hindeutet, ist »dass die Adventivembryobildung aus Nucelluszellen, also aus Sporophytenzellen, wie sie bei *Cœlebogyne* u. s. w. vorkommt, so gut wie immer, Parthenogenesis dagegen, auch somatische, so gut wie nie mit Polyembryonie verknüpft zu sein pflegt». Wenn es unter solchen Verhältnissen, wie es Winkler meint, derselbe specifische Reiz ist, der in den beiden eben erwähnten Fällen die Embryoentwicklung auslöst, so mussten, wenn die Eizelle und die Nucelluszellen gleichwertig wären, beide Arten von Zellen auf gleichartige Weise reagieren. Eine Mehrzahl angrenzenden Nucelluszellen können ja, bei Pflanzen mit Nucellarembryonie, in Entwicklung treten. Dass nicht die Eizelle dies auch tut, kommt darauf an, dass sie auf andere Weise als die vegetativen Zellen organisiert ist. Winkler hebt weiter hervor, dass man sicher die Bedeutung der Chromosomenzahl für die physiologischen Funktionen der Zelle überschätzt, wenn man mit Strasburger meint, dass das diploide Ei nichts anderes als eine gewöhnliche Sporophytenzelle ist. »Finden wir doch, dass alle die zahllosen Zellen des Sporophytenkörpers trotz — im allgemeinen — gleicher (diploider) Chromosomenzahl doch in ihren morphologischen Eigenschaften und physiologischen Leistungen tausendfach von einander verschieden sind»; und weiter: »Ebenso sind doch zweifellos die Zellen des Gametophyten, etwa die Rhizoiden, Assimilations- und Keimzellen eines *Asplenium*-Prothalliums, oder Ei, Synergiden und Antipoden einer Phanerogame sehr wesentlich von einander verschieden wenn sie auch alle die gleiche (haploide) Chromosomenzahl führen». In dieser Frage stimme ich Winkler zu und bin also der Ansicht, dass man nicht eine Eizelle mit reduzierter Chromosomenzahl als homolog mit jeder beliebigen Sporophytenzelle und die Eigenschaften der Geschlechtszellen entbehrend, betrachten darf. Denn wenn diese Eizelle trotz ihrer vegetativen Chromosomenzahl doch befruchtet werden könnte, würde denn jemand ihr den Charakter einer Geschlechtszelle absprechen? Gewiss nicht. Dies Verhältnis aber ist es gerade, das mir aus guten Gründen bei *Alchemilla arvensis* vorhanden zu sein scheint. Ausführlicher habe ich diese Frage in einem vorhergehenden Kapitel behandelt und will hier nur bemerken, dass Winkler (1908, p. 91) mit Bezug auf *Hieracium excellens* hervorhebt, dass

man es nicht für ausgeschlossen halten darf, dass die diploide Eizelle eines durch Aposporie entstandenen Embryosacks möglicherweise befruchtet werden kann.

Der grosse Vorteil der Terminologie Winkler's liegt darin, dass er für jeden einzelnen Fall apomiktischer Embryobildung einen konzisen Terminus hat, während der weitumfassende Begriff Apogamie, wie dieser heutzutage benutzt wird, dagegen immer von einer Erklärung darüber begleitet werden muss, welche Form apomiktischer Entwicklung berücksichtigt wird. In allerletzter Zeit hat sich auch E. Baur ganz an Winkler angeschlossen und benutzt in seiner Arbeit (1917, p. 320) die Terminologie desselben.

Zusammenfassung.

In der Gattung *Alchemilla* ist, wie bekannt, die sexuelle Fortpflanzung in grosser Ausdehnung verloren gegangen und mit parthenogenetischer ersetzt worden. Dies gilt, wie es Murbeck (1897 und 1901) gezeigt hat, zahlreichen der Sektion *Eualchemilla* angehörenden europäischen Arten. Für die zwei anderen Sektionen der Gattung ist dagegen Parthenogenesis bisher nicht bekannt gewesen.

Ich habe deshalb zwei der Sektion *Aphanes* angehörenden süd- und centralamerikanischen Arten, *A. orbiculata* Ruiz et Pav. und *A. vulcanica* Cham. et Schl., eine diesbezügl. Untersuchung gewidmet. Sie verhielten sich nämlich bei Kultur in dem botanischen Garten zu Lund tatsächlich derartig, dass man veranlasst war, parthenogenetische Embryobildung bei ihnen zu vermuten.

Bei eingehender Untersuchung des Pollens ist in der Tat hervorgegangen, dass beide Arten pollensteril sind. Bei *A. orbiculata* entwickeln sich zwar in jedem Antherenfach einige scheinbar gut ausgebildete Pollenkörner; sie sind indessen nicht keimfähig. Bei *A. vulcanica* fliesst der Inhalt der Antherenfächer zu einer formlosen Masse zusammen, und bei dieser Art öffnen sich die Antheren nicht.

Trotz der völligen Untauglichkeit des Pollens wird doch gute Frucht in fast jeder Blüte ausgebildet, und da es ausserdem hervorgegangen ist, dass es die Eizelle ist, die sich zum Embryo entwickelt, haben sich demzufolge beide diese Arten als parthenogenetisch erwiesen.

Betreffs der Entwicklung der Samenanlage und des Embryosacks ist folgendes besonders hervorzuheben. Die axile Embryosackmutterzelle tritt in Synapsis ein, verhält sich aber darauf in ganz derselben Weise, wie es Murbeck (1901, p. 15) hinsichtlich der entsprechenden Zelle der *Eualchemillen* nachgewiesen hat. Sie ist also keinen vegetativen Teilungen unterworfen, d. h. Teilungen, die nicht mit einer Chromosomenreduktion verbunden sind, was Strasburger (1904, p. 107) gefunden zu haben meint. Die betreffende Zelle wird im Gegenteil ausgesogen und von den umgebenden Zellen des sporogenen Gewebes verdrängt, kann also den Embryosack nicht erzeugen. Dagegen machen mehrere angrenzende Embryosackmutterzellen eine Tetradenteilung durch, obgleich wahrscheinlich Reduktion der Chromosomen dabei ausbleibt. Von den auf diese Weise entstandenen Tochterzellen kann jede beliebige sich zum Embryosack entwickeln.

Die drei Zellen des Eiapparats entbehren Vacuolbildungen im Cytoplasma und sind am häufigsten einander sehr gleich, was auf eine geringe Spezialisierung derselben hindeutet.

Eine oder mehrere Antipoden sind beweglich und wandern oft mit dem andern Polkern zur Mitte des Embryosacks hinauf, warum man da mehrere solche Kerne finden kann.

Die Antipoden teilen sich oft, umgeben sich mit grossen Cytoplasmamassen und bleiben lange am Leben, was mit der Nährstoffzufuhr zum Embryo zusammenhängt. Dieses Verhältnis der Antipoden ist auch für *A. arvensis* charakteristisch.

Der Embryo entsteht, wie schon erwähnt, durch Teilungen der unbefruchtet gebliebenen Oosphære.

Eine ganze Reihe anderer süd- und mittelamerikanischen Arten, von welchen Herbarmaterial teils von Murbeck teils vom Verfasser untersucht worden ist, sind aber, obgleich sie reichlich fruktifizieren, ebenfalls als pollensteril gefunden. Es ist daraus anzunehmen, dass Parthenogenesis auch in der Sektion *Aphanes* weit verbreitet ist. Da auch eine regelmässig fruchttragende Art der Sektion *Fockella* untauglichen Pollen hat, kommt Parthenogenesis wahrscheinlich auch in dieser Sektion vor. Weil also apomiktische Fortpflanzung wahrscheinlich in allen drei Abteilungen der Gattung vorhanden ist und diese ausserdem eine sehr weite geographische Verbreitung hat, scheint die Parthenogenese hier eine sehr alte Erscheinung zu sein.

Bei *A. arvensis*, die die Befruchtung beibehalten hat, können möglicherweise die Teilungen, wodurch der Embryosack zu stande kommt, ohne Reduktion der Chromosomen sich abspielen. Diese Frage beabsichtigt indessen der Verf. erst in einer folgenden Publikation näher zu erörtern. Wenn dies aber tatsächlich der Fall sein sollte, wird offenbar die Eizelle die diploide Zahl der Chromosomen enthalten. Der Pollen ist hier normal entwickelt. Bei dieser Art ist es dann möglich, dass dieselbe Uneigentlichkeit in dem weiblichen Geschlechtsapparat wie bei den parthenogenetischen vorhanden ist, während die männlichen Geschlechtsorgane auf normale Weise funktionieren. Da indessen die Befruchtung beibehalten ist, scheint es auch hieraus ersichtlich, dass parthenogenetische Fortpflanzung nicht direkt von Störungen in den sexuellen Organen bedingt werden kann, sondern diese wie auch die Parthenogenese selbst können vielleicht wahrscheinlicher der Einwirkung äusserer Faktoren zugeschrieben werden.

Mehrere Autoren haben geglaubt, dass Polymorphismus Parthenogenesis verursacht hätte. Ein solcher Zusammenhang zwischen den beiden Erscheinungen existiert indessen nicht. Die Ursache, dass so viele parthenogenetische Gattungen zugleich polymorph sind, liegt darin, dass bei Pflanzen mit parthenogenetischer Fortpflanzung der Polymorphismus auffälliger wird, wenn er nicht schon früher deutlich war. Denn Polymorphismus kommt bei fast allen Pflanzen vor, tritt aber nur bei stark selbstbefruchtenden Arten scharf hervor; bei kreuzbefruchtenden dagegen ist er verborgen, weil die extremen Typen durch kontinuierliche Übergänge mit einander verbunden werden. Erbliche Variation kommt wahrscheinlich nicht bei der Gattung

Alchemilla vor, weil die vielen Typen hier so konstant sind, dass keine andern Verschiedenheiten zwischen ihnen zu finden sind als solche, die durch Einwirkung äusserer Faktoren verursacht worden sind. Parthenogenetische Gattungen eignen sich indessen sehr gut für Studien über möglicherweise erscheinende Mutationen, da ja Variation durch Neukombination bei ihnen nicht vorkommen kann.

Die Nomenklatur auf dem hier behandelten Gebiete ist ziemlich unbestimmt, indem die Bezeichnungen Parthenogenesis und Apogamie durcheinander benutzt werden. Um den dadurch entstandenen Schwierigkeiten zu entgehen, will der Verfasser einen Anschluss an die von Winkler (1908, p. 11) vorgeschlagene, ganz konzise Terminologie empfehlen, die zudem aus Prioritätsgründen vorzuziehen ist.

Litteraturverzeichnis.

Baur, E., (1914) Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Auflage, Berlin 1914.

—, (1917) Physiol. u. Ökol.: Die Kultur der Gegenwart, Herausg. v. P. Hinneberg, Teil III Abteil. IV: 3.

Braun, A., (1857) Über Parthenogenesis bei Pflanzen. Abhandl. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, Phys. Kl., 1856, p. 311—376.

Coulter, J. M., and Chamberlain, C. J. (1903) Morphology of Angiosperms, (Morphology of Spermatophytes, Part II) 1903.

Farmer, J. B., and Digby, L. (1907) Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of Botany, Bd. 21, 1907, p. 161—199.

Guerin, P., (1904) Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les phanérogames. Paris 1904.

Heribert-Nilsson, N., (1912) Die Variabilität der Oenothera Lamarckiana und das Problem der Mutation. Zschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, Bd. 8, 1912.

Holmgren, I., (1916) Apogamie in der Gattung Eupatorium. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 10, 1916.

Jordan, A., (1873) Remarques sur le fait de l'existence en société, à l'état sauvage des espèces végétales affines, etc. Lyon 1873.

Juel, H. O., (1900) Vergleichende Untersuchung über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 33, 1900.

Lagerberg, T., (1909) Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von Adoxa moschatellina L. Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 44, 1909.

Malte, M. O., (1910) Embryologiska och cytologiska undersökningar över Mercurialis annua L. Lund 1910.

Murbeck, S., (1897) Om vegetativ embryobildning hos flertalet Alchemillor och den förklaring över formbeständigheten inom slägtet, som densamma innebär. Bot. Not. 1897.

—, (1901) Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Årsskr., Bd. 36, Afd. 2, 1900.

—, (1902) Über Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Årsskr., Bd. 38, Afd. 2, 1902.

—, (1904) Parthenogenese bei den Gattungen Taraxacum und Hieracium. Bot. Not., 1904.

—, (1915) Zur Morphologie und Systematik der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Årsskr., Bd. 11, Afd. 2, 1915.

Nilsson-Ehle, H., (1915) Den moderna ärftlighetsläran och dess betydelse för växtodlingen. Stockholm 1915.

Ostenfeld, C. H., (1910) Further Studies on the Apogamy and Hybridization of the Hieracia. Zschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, Bd. 3, 1910, p. 241—245.

Owen, R., (1849) On Parthenogenesis or the successive production of procreating individuals from a single ovum. 1849, In 8.

Palm, Bj., (1914) Zur Embryologie der Gattungen Aster und Solidago. Acta Horti Bergiani, Bd. 5, 1914.

Raunkiær, E., (1903) Kimdannelse uden Befrugtning hos Melkebøtte (Taraxacum) Bot. Tidskr., Bd. 25, København. 1903.

Regel, E., (1859) Die Parthenogenesis im Pflanzenreiche. Mém. de l'Acad. impér. des Sciences de St. Pétersbourg, VII sér., Bd. 1, 1859.

Siebold, Th. von, (1856) Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Ein Beitrag zur Fortpflanzungsgeschichte der Tiere. In. 8, Leipzig, 1856 (analysé par M. Young dans Ann. des Scien. Natur., Tome VI, 1856.)

Strasburger, E., (1904) Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. 41, 1904.

Tischler, G., (1908) Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellforsch. Bd 1, 1908.

Treub, M., (1905) L'apogamie de l'Elatostema acuminatum Brongn. Ann. du Jardin botan. de Buitenzorg, 2 sér., Tome 5, 1905.

Täckholm, G., (1914) Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung von Lopezia coronata Andr. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 8, 1914.

Winkler, H., (1906) Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey. Ann. du Jardin botan. de Buitenzorg, T. 5, 1906.

—, (1908) Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. rei bot., Bd. 2, 1908.